ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 91

7

ИЮЛЬ



Санкт-Петербург
„НАУКА"
2006

Учредители:

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
РУССКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Издается 12 раз в год

Основан в декабре 1916 г.

Журнал издается под руководством Отделения биологических наук РАН

Ответственный редактор номера **К. Л. Виноградова**
Зав. редакцией *Е. Б. Кривенко*. Технический редактор *О. В. Новикова*
Корректоры *О. М. Бобылева*, *З. Ю. Иванова* и *Я. Л. Сухова*
Компьютерная верстка *Т. Н. Поповой*

Дата публикации «Ботанического журнала», т. 91, № 6: 26.06.2006.
Лицензия ИД № 02980 от 06 октября 2000 г. Подписано к печати 26.06.2006. Формат 70×100 1/16. Бумага офсетная. Печать офсетная. Усл. печ. л. 11.7. Уч.-изд. л. 13.3. Тираж 403 экз. Тип. зак. № 357. С 133

Санкт-Петербургская издательская фирма «Наука» РАН
199034, Санкт-Петербург, Менделеевская линия, 1
main@nauka.nw.ru «Ботанический журнал».
www.nauka.nw.ru, телефон (812)328-62-91

Первая Академическая типография «Наука», 199034, Санкт-Петербург, 9 линия, 12

Санкт-Петербург
Издательство «Наука»

УДК 577.112 : 582.452.1

© В. Ф. Семихов,[1] Л. П. Арефьева,[1] О. А. Новожилова,[1]
А. Н. Прусаков,[1] А. С. Тимощенко[2]

GINKGO BILOBA: БИОХИМИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА БЕЛКОВ СЕМЯН И ОЦЕНКА ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИХ ОТНОШЕНИЙ С ГОЛОСЕМЕННЫМИ

V. F. SEMIKHOV, L. P. AREFYEVA, O. A. NOVOZHILOVA, A. N. PRUSAKOV, A. S. TIMOSHCHENKO. *GINKGO BILOVA*: BIOCHEMICAL CHARACTERISTICS OF SEED PROTEINS AND EVALUATION OF PHYLOGENETIC RELATIONS WITH GYMNOSPERMS

[1] Главный ботанический сад им. Н. В. Цицина РАН
127276 Москва, Ботаническая ул., 4
Факс (095)977-91-72
E-mail: chemosyst@list.ru
[2] Всероссийский научно-исследовательский институт
сельскохозяйственной биотехнологии РАСХН
127550 Москва, ул. Тимирязевская, 42
E-mail: login:alextim@rambler.ru
Поступила 10.10.2005

Представлены данные биохимических исследований белков семян *Ginkgo biloba* L.: аминокислотный состав целого семени, зародыша и эндосперма; фракционный состав белка семени, аминокислотный состав и электрофоретические свойства белковых фракций и аминокислотный состав небелковой фракции. Оценены иммунохимические отношения *G. biloba* с голосеменными растениями методами двойной иммунодиффузии и иммуноблоттинга. Впервые выявлен специфический физиолого-биохимический механизм адаптации *G. biloba* к стрессовым условиям.
Ключевые слова: *Ginkgo biloba*, белки семян, взаимоотношения с голосеменными, адаптация.

Сем. *Ginkgoaceae* Engl. в настоящее время представлено единственным видом *Ginkgo biloba* L., существующим только в культуре. С. В. Мейен (1987, 1992) включает в класс *Ginkgoopsida* 8 вымерших порядков, некоторые из которых (*Callistrophytales*, *Peltaspermales* и *Ginkgoales*) связаны очень постепенными переходами. В настоящее время к порядку *Ginkgoales* относят 4 семейства: *Ginkgoaceae* Engler, *Umaltolepidaceae* Zhou, *Toretziaceae* Stanislawski, *Karkeniaceae* Krassilov (Наугольных, 2004). Наибольшего количества и разнообразия гинкговые, по-видимому, достигли в юре и нижнем мелу в сибирской области, где доминировали (роды *Ginkgo*, *Baiera*, *Sphenobaiera*) вместе с лептостробовыми и в целом произошли в северном полушарии (Мейен, 1992). Распределение растительности по земному шару определяется во многом климатическими условиями. Крупные изменения климата происходили на протяжении всей истории Земли, т. е. ее климат (прежде всего температура нижних слоев атмосферы и влажность) постоянно менялся, что, с одной стороны, приводило к изменению состава флор регионов, а с другой — требовало выработки самых разнообразных механизмов адаптации на всех уровнях организации живого (Кислов, 2001). Можно предположить, что доживший до настоящего

времени реликт *G. biloba* имеет наряду с другими и физиолого-биохимические механизмы, позволившие ему адаптироваться к резко меняющимся условиям среды за многие миллионы лет существования. Один из таких механизмов обсуждается в настоящей работе и связан с накоплением пролина в свободной и связанной формах в семени *G. biloba*.

Пролин играет особую роль в жизнедеятельности растений: выполняет функции осморегулятора, стабилизирует белки, полирибосомы, защищает ферменты, регулирует pH цитоплазмы в условиях стресса и т. д. (Пахомова, Чернов, 1996; Кузнецов, Шевякова, 1999). При неблагоприятных условиях существования (низких температурах, засухе, засолении почв) в вегетативных органах растений накапливаются значительные количества свободного пролина, выполняющего защитные функции в связи с его высокой гидрофильностью и способностью стабилизировать коллоиды и метаболические процессы в тканях при меняющемся осмотическом давлении (Vallee, 1973). В условиях недостатка влаги пролин наряду с другими веществами, прежде всего глицинбетаином, выступает как нетоксичный цитоплазматический осмотик в тех случаях, когда необходима стабилизация осмотического давления (Storey et al., 1977). Еще Е. А. Бритиковым (1975) было установлено, что интенсивное накопление пролина происходит в основном в структурах, находящихся перед началом интенсивного роста. Поскольку зародыш некоторых голосеменных (в том числе *G. biloba*) не имеет периода покоя (Данович и др., 1982), в нем происходят активные метаболические процессы, требующие запаса таких физиологических аминокислот, как пролин в легкодоступном свободном состоянии. В настоящее время пролин рассматривается в качестве одного из универсальных стресс-протекторных соединений у высших растений (Кузнецов, Шевякова, 1999).

В работе были поставлены следующие задачи:

I. Дать биохимическую характеристику белков семян *Ginkgo biloba*, для чего исследовать: 1) белковый комплекс семян; 2) аминокислотный состав фракций (небелковой фракции, альбуминов, глобулинов, спирторастворимых белков, глютелинов, белков неэкстрагируемого остатка); 3) содержание свободных и связанных аминокислот в небелковой фракции; 4) электрофоретические свойства белковых фракций.

II. Оценить филогенетические отношения *G. biloba* с голосеменными на основе изучения иммунохимических свойств белков семян.

III. Выявить и обосновать возможные механизмы физиолого-биохимической адаптации *G. biloba* к стрессовым условиям.

Материалы и методика

Материалом для исследования служили семена *G. biloba*, полученные из нескольких ботанических садов КНР. Для двойной иммунодиффузии использовали семена следующих таксонов голосеменных: *Cycadaceae* L. C. M. Rich: *Cycas revoluta* Thunb., *Lepidozamia peroffskiana* Regel, *Stangeria eriopus* (Kuntze) Nash., *Zamia cycadifolia* Dyer. *Araucariaceae* Strasb.: *Araucaria angustifolia* (Bert.) O. Kuntze, *A. bidwillii* Hook. *Pinaceae* Lindl.: *Abies procera* Rehder, *Cedrus deodara* (Roxb. ex Lamb.) G. Don, *Keteleeria evelyniana* Mast., *Larix sibirica* Ledeb., *Picea sitchensis* (Bong.) Carr., *Pinus strobus* L., *P. sylvestris* L., *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco, *Tsuga diversifolia* (Maxim.) Mast., *T. canadensis* Carr. *Cephalotaxaceae* Neger: *Cephalotaxus harringtonia* (Forb.) C. Koch. *Taxaceae* S. F. Gray: *Taxus baccata* L., *Torreya nucifera* (L.) Sieb. et Zucc. *Podocarpaceae* Neger.: *Acmopyle alba* Pilg., *Af-*

rocarpus glacolior (Buchh. & Gray) Gaussen ex C. N. Page, *Margbensonia macrophylla* (Thunb.) D. Don, *Nageia nagi* Gaertn., *Prumnopitys spicata* Phil. *Taxodiaceae* Neger: *Cryptomeria japonica* D. Don, *Cunninghamia lanceolata* (Lamb.) Hook., *Glyptostrobus pensilis* C. Koch, *Metasequoia glyptostroboides* Hu et Cheng, *Sequoia sempervirens* (Lamb.) Endl., *Sequoiadendron gigantheum* (Lindl.) Buchh. *Sciadopityaceae* (Pilger) J. Doyle: *Sciadopitys verticillata* (Thunb.) Sieb. et Zucc. *Cupressaceae* A. Rich. ex Bartl.: *Biota orientalis* (L.) Endl., *Callitris verrucosa* R. Br., *Calocedrus decurrens* (Torr.) Florin, *Chamaecyparis lawsoniana* (Andr.) Parl., *Cupressus sempervirens* L., *Juniperus communis* L., *Tetraclinis articulata* (Vahl.) Mast., *Thuja occidentalis* L., *Thujopsis dolobrata* Sieb. et Zucc. *Ephedraceae* Dum.: *Ephedra distachya* L., *E. intermedia* Schrenk ex C. A. Mey. *Gnetaceae* Blume.: *Gnetum montanum* Markgr. *Welwitschiaceae* (Engl.) Markgr.: *Welwitschia mirabilis* Hook. В варианте модифицированного креста были исследованы белки семян *Cryptomeria japonica*, *Cunninghamia lanceolata*, *Cycas revoluta*, *Ephedra distachya*, *Lepidozamia peroffskiana*, *Margbensonia macrophilla*, *Pinus sylvestris*, *Tetraclinis articulata*, *Welwitschia mirabilis*.

Белковые фракции получали путем последовательной обработки навески семян различными растворителями (Новожилова и др., 1995).

Небелковую фракцию получали в результате обработки навески семян 0.02M HCl и последующего диализа надосадочной жидкости против дистиллированной воды. Жидкость из сосуда, в которой находились свободные аминокислоты, выпаривали, остаток растворяли в буфере pH 2.2. Содержимое из диализного мешочка также упаривали. Содержание аминокислот в семенах и белковых фракциях определяли после солянокислого гидролиза на анализаторе Hitachi 835 (Семихов и др., 2004).

Для иммунохимических исследований использовали кроличьи антисыворотки к солерастворимым, альбумино-глобулиновым белкам (АГФ) семян. Белки извлекали из цельносмолотых семян путем экстракции 1M NaCl на фосфатном буфере pH 7.0 по методике, описанной ранее (Семихов и др., 2004). Антисыворотки получены в соответствии со стандартной методикой (Гаврилюк и др., 1973; Bergner, Jensen, 1989). Белки-антигены получали путем 2-кратной экстракции семян 1M NaCl в фосфатном буфере (pH 7.0).

Для иммуноблоттинга солерастворимые белки получали, как было описано выше. Глобулины из солерастворимой фракции осаждали $(NH_4)_2SO_4$ при 50%-м насыщении экстрактов при 4 °C в течение ночи. Во всех случаях электрофорез проводили в 12.5%-м полиакриламидном геле в присутствии ДДС-Na по стандартной методике (Laemmli, 1970). Перенос белков осуществляли на нитроцеллюлозную мембрану электрофоретически и проводили вестерн-блотт-анализ (Towbin et al., 1979).

Результаты

При исследовании биохимических свойств белков семян мы обратили внимание на то, что в аминокислотном составе семян *G. biloba* содержится очень много пролина — 9.3 % (табл. 1), однако ранее было показано, что у однодольных, исключая злаки (исследованы представители около 50 родов из 24 семейств), содержание пролина колеблется от 3.1 до 6.2 % (Семихов и др., 1998), среди двудольных (исследованы представители более 80 родов из 67 семейств) — от 1.9 до 6.1 % (Семихов и др., 2000а). Еще больший интерес вызвал тот факт, что самое высокое содержание пролина в зародыше семенных растений (исследовано 28 видов однодольных,

ТАБЛИЦА 1

Аминокислотный состав целого семени, зародыша и эндосперма *Ginkgo biloba* и *Triticum aestivum* (в % от суммы аминокислот)

Аминокислота	*Ginkgo biloba*			*Triticum aestivum*	
	целое семя	зародыш	эндосперм	зародыш	эндосперм
Лизин	3.8	5.2	3.5	6.6	2.5
Гистидин	1.9	2.3	1.8	3.0	2.4
Аргинин	12.5	22.7	10.6	9.4	4.6
Аспарагиновая кислота	10.0	6.8	10.5	10.2	5.0
Треонин	4.3	3.1	4.5	4.5	3.0
Серин	4.9	3.6	5.0	4.5	4.5
Глютаминовая кислота	16.0	11.8	17.5	16.7	32.7
Пролин	9.3	11.0	8.8	4.2	11.1
Глицин	4.3	4.4	4.3	6.3	3.8
Аланин	4.9	4.5	5.2	6.2	3.6
Цистин	1.3	1.3	1.4	2.0	1.7
Валин	5.2	4.7	5.4	5.3	4.2
Метионин	1.5	1.2	1.7	0.6	0.9
Изолейцин	3.5	3.1	3.6	3.7	3.6
Лейцин	6.6	5.7	7.0	7.0	7.0
Тирозин	3.1	2.7	3.3	3.4	3.2
Фенилаланин	3.8	3.5	4.0	4.3	4.4

10 двудольных и 10 голосеменных) обнаружено у *Cycas revoluta* — 23.8 % и *G. biloba* — 11.0 %, тогда как у исследованных покрытосеменных оно колебалось от 2.9 (*Palisota bracteosa*) до 7.8 % (*Diospyros lotus*) (Семихов и др., 1997). Такое высокое содержание пролина, как в зародыше *G. biloba* (11.0 %), характерно, например, для злаков и лишь для эндосперма (*Triticum aestivum* — 11.1 %) (табл. 1). Однако для накопления столь высокого содержания пролина в эндосперме у злаков имеется уникальный физиолого-биохимический механизм — биосинтез специфических адаптивных белков, проламинов (Семихов, 1982; Семихов и др., 2000б, 2003), содержание которых в белковом комплексе семян у отдельных таксонов достигает 67.0 % (Семихов, Калистратова, 1976). Содержание пролина в этих белках очень высокое и у некоторых таксонов составляет 20.7 % (*Boissiera squarrosa*) (Семихов и др., 2000б).

В белковом комплексе семян *G. biloba* (табл. 2) обнаружено высокое содержание глобулинов (63.3 % от белкового комплекса), относительно невысокое содержание глютелинов, а также в незначительном количестве альбумины, спирторастворимые белки и белки неэкстрагируемого остатка. Исследование аминокислотного

ТАБЛИЦА 2

Фракционный состав белков семян *Ginkgo biloba* (в % от белкового азота) и оценка эволюционной подвинутости по Ae

Фракция	Доля, %	Фракция	Доля, %
Альбумины	4.1	Глютелины I	16.5
Глобулины	63.3	Глютелины II	6.0
Спирторастворимые белки	3.0	Белки неэкстрагируемого остатка	4.1
Меркаптоэтанольная фракция	3.0	Ae	2.37

ТАБЛИЦА 3

Аминокислотный состав белковых фракций *Ginkgo biloba* (доля от суммы аминокислот, %)

Фракции \ Аминокислота	Лиз	Гис	Арг	Асп	Тре	Сер	Глу	Про
Альбумины	5.8	1.5	5.2	13.1	7.3	8.7	14.3	3.6
Глобулины	3.3	2.2	13.3	10.1	4.4	4.5	15.6	4.6
Спирторастворимая фракция	3.7	1.8	8.6	8.0	3.3	3.4	22.1	7.4
Меркаптоэтанольная фракция	5.5	2.5	7.5	10.5	5.2	5.8	13.4	5.0
Глютелины I	3.5	1.8	9.9	11.3	5.9	5.9	14.3	4.3
Глютелины II	4.6	2.6	7.6	10.4	4.8	5.3	13.7	5.1

ТАБЛИЦА 3 (*продолжение*)

Фракции \ Аминокислота	Гли	Ала	Цис	Вал	Мет	Иле	Лей	Тир	Фен
Альбумины	5.4	5.4	1.2	6.9	1.9	3.0	6.2	4.1	4.2
Глобулины	4.6	5.3	1.5	6.1	2.4	4.5	7.7	3.7	3.6
Спирторастворимая фракция	5.1	5.5	1.8	5.5	1.9	4.5	7.3	2.8	4.9
Меркаптоэтанольная фракция	5.8	6.1	1.0	6.6	2.8	4.4	7.6	3.1	4.6
Глютелины I	5.1	5.1	1.0	6.6	2.3	4.2	7.8	3.9	4.2
Глютелины II	5.6	6.2	0.5	6.8	1.2	5.1	9.1	3.6	5.1
Неэкстрагируемый остаток	5.0	5.0	0.3	7.7	1.5	5.3	7.8	5.4	4.2

состава белковых фракций (табл. 3) подтвердило общую закономерность для эволюции белков семян, состоящую в том, что максимальное содержание лизина накапливается в альбуминах, аргинина — в глобулинах, а глютаминовой кислоты и пролина — в спирторастворимых белках (Новожилова и др., 1999). Эта закономерность подтверждается и для аминокислотного состава белковых фракций семян *G. biloba*. По результатам наших многолетних исследований, спирторастворимые белки в значительном количестве (10 % и более) накапливаются только в семенах злаков и имеют общее название «проламины». Биохимическим характеристикам проламинов, их физиолого-биохимической роли при прорастании и использованию в качестве маркеров в селекционно-генетических исследованиях посвящены многочисленные работы (Конарев, 1983; Созинов, 1985; Семихов и др., 2000б; Упелниек и др., 2003). Для развивающегося проростка злаков проламины выполняют функцию быстро реализуемого (в течение 4—6 суток) запаса аминокислот и азота (Семихов, 1982; Упелниек и др., 2003) и тем самым способствуют выживанию злаков в ценозе на самых ранних этапах онтогенеза. В белковом комплексе семян некоторых покрытосеменных в незначительном количестве содержатся спирторастворимые белки, также называемые некоторыми авторами проламинами (о чем судят по растворимости белков в крепких растворах спирта и по аминокислотному составу фракции) (Castriotta, Canella, 1978; Pouter, 1981; Konishi et al., 1985; Collada et al., 1988; Peretriatkowicz et al., 1988; Новожилова и др., 1991а, и др.). О наличии в белковом комплексе *G. biloba* спирторастворимых белков проламинового типа мы судили по нескольким характеристикам. Во-первых, по соотношению аминокислот во фракциях белка. Проламины фестукоидных злаков выделяются среди других белковых фракций более низким содержанием лизина и более высоким — глютаминовой кислоты и пролина. Спирторастворимые белки семян *G. bi-*

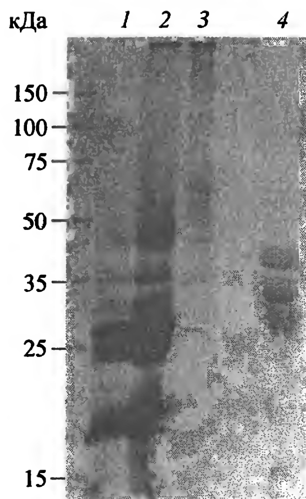


Рис. 1. SDS-электрофорез белковых фракций семян *Ginkgo biloba*. *1* — альбумины, *2* — глобулины, *3* — спирторастворимая фракция (после диализа), *4* — проламины (спирторастворимая фракция) *Triticum aestivum*.

loba демонстрируют такую же закономерность (табл. 3). Во-вторых, по способности выпадать в осадок из экстракта при диализе против 1M NaCl в фосфатном буфере (pH 7.0), что характерно для истинных проламинов. В-третьих, следует отметить и такой важный факт, что эти белки обладают сходными с проламинами электрофоретическими свойствами (рис. 1). Электрофоретический спектр спирторастворимых белков *G. biloba*, полученных в результате диализа, представлен шестью основными компонентами, которые располагаются в области мол. массы 35—65 кДа, т. е. именно в той области, где располагаются компоненты типичных проламинов, например проламинов фестукоидных злаков (Новожилова и др., 1991б). Для сравнения приведен электрофоретический спектр проламинов *T. aestivum*. На основании полученных данных можно выдвинуть предположение, что для обеспечения проростка большим запасом таких физиологически важных аминокислот, как глютаминовая кислота и пролин, у гинкговых могли возникнуть белки этого адаптивного типа, который сыграл важную роль в эволюции и распространении злаков (Семихов и др., 2000б).

Однако для запасания пролина в семени растения *G. biloba* использовали другой, более древний, механизм биохимической адаптации. Особенностью семян *G. biloba* является и то, что содержание пролина в аминокислотном составе семени выше (табл. 1), чем даже в спирторастворимой фракции белка. Этот факт установлен только для *G. biloba* и *Cycas revoluta*. Если рассчитать содержание пролина в белке семени (на основании фракционного состава и аминокислотного состава фракции), то оно будет существенно ниже, чем в целом семени. Отсюда следует, что недостающая часть пролина сосредоточена в небелковой фракции. Небелковый азот семян *G. biloba* составляет более трети от общего азота семени (0.665 и 1.883 % соответственно). Такого высокого содержания небелкового азота у исследованных ранее покрытосеменных нами не обнаружено. Обычно его содержание составляет 5— 15 % от общего азота семени. Фракцию небелковых аминокислот разделяли посредством диализа на 2 подфракции: свободных аминокислот и пептидов. Свободные аминокислоты в семени *G. biloba* на 75.2 % представлены пролином (табл. 4). Доля этой подфракции в небелковом азоте семени составляет 17.8 %. В подфракции связанных аминокислот (пептиды) доля пролина также высока и составляет 16.3 %. Итак, значительная часть пролина в семени (около 40 %) представлена свободным и связанным пролином небелковой фракции, который активно участвует в метаболических процессах, поскольку зародыш *G. biloba* не имеет периода покоя. Таким образом, необычайно высокое содержание в семени, в особенности в зародыше, легкомобилизуемого пролина, рассматриваемого в качестве одного из универсальных стресс-протекторных соединений, по нашему мнению, является реальным физиолого-биохимическим механизмом, способствующим выживанию проростка *G. biloba*.

Другим аспектом наших исследований было изучение филогенетических отношений *G. biloba* с представителями голосеменных. Наиболее древние остатки голосеменных фиксируются около 350 млн лет назад в позднем девоне (Rottwel, Schec-

ТАБЛИЦА 4

Аминокислотный состав небелковой и белковой фракций семян *Ginkgo biloba* (доля от суммы аминокислот, %)

Аминокислота	Небелковый азот семени		Остаток после удаления небелкового азота
	свободные аминокислоты	связанные аминокислоты	
Лизин	0.6	4.0	3.8
Гистидин	0.5	1.4	2.8
Аргинин	0.2	17.7	10.9
Аспарагиновая кислота	1.6	8.3	9.9
Треонин	1.6	4.4	4.7
Серин	1.8	4.1	4.7
Глютаминовая кислота	2.6	15.0	15.2
Пролин	75.2	16.3	5.7
Глицин	0.4	2.9	4.4
Аланин	4.1	3.5	4.7
Цистин	1.4	2.5	2.3
Валин	1.6	3.9	5.7
Метионин	0.6	0.8	2.5
Изолейцин	1.1	2.5	4.2
Лейцин	1.4	3.9	8.0
Тирозин	2.4	3.9	3.8
Фенилаланин	0.8	2.4	3.9

kler, 1988). Вместе с тем, по мнению P. Crane (1988), ни одна из 5 групп современных семенных растений (цикадовые, сосновые, *G. biloba*, *Gnetales* и покрытосеменные), и это очень важно, не была представлена на самых ранних этапах эволюции семенных растений. Все эти группы (возможно, за исключением покрытосеменных) являются продуктом последующей диверсификации в период между ранним пенсильванием и поздним триасом.

Проблема филогенетических отношений между группами голосеменных остро дискуссионна и привлекает внимание специалистов, использующих разные методы исследования и занимающих разные позиции по самым принципиальным вопросам происхождения и эволюции этих групп (Doyle, 1998; Антонов, 2000; Еленевский и др., 2000; Семихов и др., 2004).

Прежде всего обсуждается вопрос о монофилетичности или полифилетичности голосеменных. По мнению G. Rothwell (1982), семенные растения монофилетичны. C. Beck (1988) считает, что птеридоспермовые и их потомки эволюционировали от aneurophyte — подобного праголосеменного, в то время как кордаитовые и хвойные, а также родственные им таксоны произошли от *Archaeopteridales*, т. е. предполагается полифилетическое происхождение семенных растений. На основе кладистической интерпретации морфологических данных H. Leconte, D. Stevenson (1990) приходят к заключению, что *Cycadales* является наиболее архаичным из современных семенных, а отношения между *Coniferales* и *Ginkgoales* оцениваются как парафилетические. С позиций Мейена (1992) голосеменные изначально представляли собой монофилетический таксон, происходящий от одного из прагимноспермовых, возможно от *Archaeopteridales*. Но платиспермия у *Ginkgoopsida* и *Pinopsida* возникла независимо, причем семена *Ginkgoopsida* были платиспермическими с самого начала, а семена *Pinopsida* стали платиспермическими вторично.

J. Doyle (1998) рассматривает *Ginkgoales* и их палеородственников в составе *Coniferophyta* вместе с *Coniferales* и *Cordaitales*. Возможно, голосеменные возникали из *Progymnospermopsida* неоднократно (Bell, Hemsley, 2000). Цикадовые имеют родство с семенными папоротниками, гинкговые с кордаитовыми, происхождение *Pinopsida* остается неясным. По мнению А. В. Боброва (2002), все основные филогенетические линии семенных растений восходят к разным таксонам гетерогенной и очень полиморфной группы семенных папоротников, т. е. полифилетичны. При этом одни из важнейших эволюционных стволов *Gymnospermae* (ногоплодниковые, кордаитовые и их потомки, гинкговые, саговниковые, беннеттитовые, гнетовые) происходят от *Pteridospermae* непосредственно, тогда как другие *Spermatophytae* (араукариевые и родственные таксоны, вельвичиевые, эфедровые, цветковые) связаны с теми или иными птеридоспермами через переходные группы («недостающие звенья»). Как отмечают Sh.-M. Shaw et al. (2000), молекулярные исследования в отношении оценки происхождения и эволюциии семенных растений привели к еще большему разнообразию филогенетических гипотез. Анализ последовательностей разных участков ДНК показывает бóльшую близость *Ginkgo* к *Cycas*, чем к хвойным и другим голосеменным (Goremykin et al., 1996). Основываясь на данных по последовательностям хлоропластной и ядерной ДНК, L. Savard et al. (1994) предположили, что хвойные и цикадовые образуют кладу, представляющую самую раннюю эволюционную линию среди семенных растений. S. Barnabas et al. (1995) на основе анализа последовательностей 5S rRNA делают заключение, что голосеменные полифилетичны, их появление в эволюции определяется в следующем порядке: сначала хвойные, затем *Gnetales* и цикадовые, при этом *Ginkgo* тесно связаны с *Cycas*. S. Stephanovic et al. (1998) исследовали последовательности 28S rRNA 7 видов *Cycadales*, 3 видов *Gnetales*, *Ginkgo biloba* , 28 видов *Coniferales* и 5 видов покрытосеменных растений. В построенной кладограмме гнетовые вместе с покрытосеменными составляют одну кладу, а другую — остальные таксоны. При этом первыми отходят цикадовые вместе с *Ginkgo*, а хвойные представляют собою монофилетическую группу. Chaw et al. (1997) исследовали ядерную 18S rRNA 65 таксонов и сделали вывод о том, что семенные растения образуют монофилетическую группу. Внутри голосеменных выделяются три клады *Cycadales-Ginkgoales*, *Gnetales* и *Coniferales*. В другой работе Chaw et al. (2000), исследуя последовательности ДНК, представляющие все три генома (ядерный, хлоропластный и митохондриальный), приходят к заключению о монофилии существующих голосеменных, с цикадовыми в качестве самой ранней ветви голосеменных, а *G. biloba* как следующая после цикадовых. Сравнительно-биохимические исследования, в том числе с использованием иммунохимического метода (13 антисывороток, представляющих все основные группы голосеменных) (Семихов и др., 2004), позволили сделать заключение о моно(пара)филетическом происхождении семенных растений, а специальные исследования филогенетических отношений цикадовых с семенными растениями (Золкин и др., 2001; Золкин, 2002) привели к выводу о том, что род *Cycas*, вероятно, является наиболее древним среди рецентных голосеменных.

В настоящей работе для оценки филогенетических отношений между *G. biloba* и голосеменными растениями использовали серологический метод. Антисыворотку получали к альбумино-глобулиновой фракции *G. biloba*. В качестве антигенов использовали солерастворимые белки семян более 40 видов, представляющих все семейства голосеменных (по Тахтаджяну, 1978). Использованы два принципиально различающихся метода: 1) метод двойной иммунодиффузии в геле агарозы (в 2 вариантах) без разрушения нативной структуры белка; 2) иммуноферментный

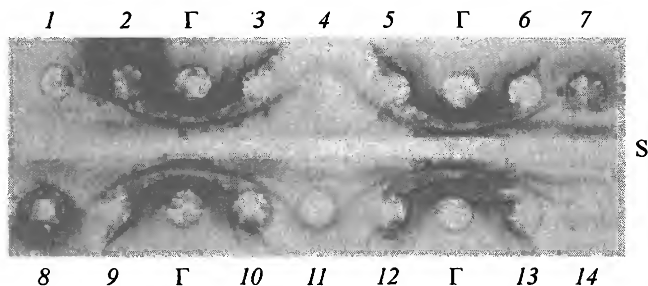


Рис. 2. Иммунохимический анализ АГФ белков семян некоторых хвойных.

1 — Cephalotaxus harringtonia, 2 — Taxus baccata, 3 — Torreya nucifera, 4 — Margbensonia macrophylla, 5 — Nageia nagi, 6 — Sequoiadendron giganteum, 7 — Sequoia sempervirens, 8 — Metasequoia glyptostroboides, 9 — Cryptomeria japonica, 10 — Cunninghamia lanceolata, 11 — Callitris verrucosa, 12 — Calocedrus decurrens, 13 — Tetraclinis articulata, 14 — Cupressus sempervirens, Г — гомологичная реакция, S — антисыворотка на АГФ семян *Ginkgo biloba.*

метод (вариант вестерн-блотт) с разрушением нативной структуры белка до полипептидов.

Методом двойной иммунодиффузии на пластинках при использовании антисыворотки к АГФ белкам *G. biloba* исследовали белки семян 4 видов цикадовых, 3 видов гнетовых и 36 видов хвойных из 8 семейств. Слабые реакции получены для 2 видов цикадовых (*Cycas revoluta* и *Lepidozamia peroffskiana*), а также для обоих видов сем. *Ephedraceae* и для *Welwitschia mirabilis* (*Welwitschiaceae*). С представителями хвойных получены следующие результаты. С видами сем. *Araucariaceae* реакций не обнаружено, с представителями сем. *Podocarpaceae* (*Margbensonia mac-*

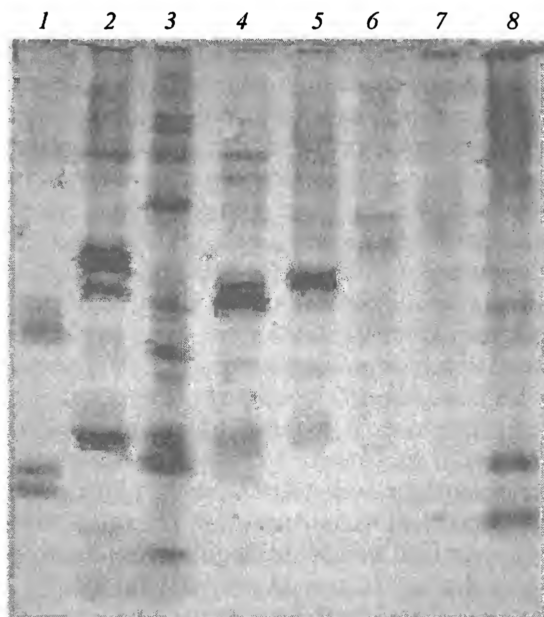


Рис. 3. Иммуноферментный анализ (вариант вестерн-блот) глобулинов семян некоторых голосеменных с антисывороткой к АГФ белков семян *Ginkgo biloba.*

1 — Ginkgo biloba, 2 — Margbensonia macrophylla; 3 — Cephalotaxus fortunei, 4 — Ephedra distachya, 5 — Welwitschia mirabilis, 6 — Pinus sylvestris, 7 — Cycas revoluta, 8 — Araucaria angustifolia.

rophylla и *Nageia nagi* — слабые реакции (рис. 2)). Четкие 1—3-компонентные реакции частичной идентичности обнаружены для представителей семейств *Cephalotaxaceae* (*Cephalotaxus harringtonia*), *Taxaceae* (*Taxus baccata*), *Taxodiaceae* (*Sequoiadendron giganteum*, *Sequoia sempervirens, Metasequoia glyptostroboides*, *Cryptomeria japonica*, *Cunninghamia lanceolata*), *Cupressaceae* (*Callitris verrucosa*, *Calocedrus decurrens*, *Tetraclinis articulata*, *Cupressus sempervirens*). С некоторыми представителями сем. *Pinaceae* получены менее четкие реакции частичной идентичности (*Pseudotsuga menziesii*, *Picea sichotensis*, *Larix sibirica* , *Cedrus deodara*). С другими исследованными таксонами сем. *Pinaceae* реакции были слабые или отсутствовали. В случае, когда белки альбумино-глобулиновой фракции *G. biloba* выступали в качестве антигенов с антисывороткой к белкам *C. revoluta*, получены четкие 2,3-компонентные реакции; слабые реакции частичной идентичности получены с антисыворотками к белкам *Margbensonia macrophylla*, *Welwitschia mirabilis*. Реакции отсутствовали в экспериментах с антисыворотками к белкам *Ephedra distachya*, *Gnetum montanum*, *Pinus sylvestris*, *Larix sibirica.* В иммунохимических исследованиях методом модифицированного креста (исследовали 9 видов голосеменных растений) слабые реакции отмечены для *Tetraclinis articulata* (*Cupressaceae*), *Cryptomeria japonica* (*Taxodiaceae*) и *Cycas revoluta* (*Cycadaceae*). При исследовании глобулинов семян методом иммуноблоттинга получены реакции со всеми изучаемыми видами (рис. 3), тогда как в реакциях двойной иммунодиффузии с *Araucaria angustifolia* реакций не обнаружено, а с *Ephedra distachya*, *Margbensonia macrophylla*, *Welwitschia mirabilis* получены слабые реакции.

Заключение

Результаты изучения свойств белков семян позволяют высказать некоторые соображения в отношении причин, позволивших *Ginkgo biloba* существовать в течение более 100 млн лет и дожить до нашего времени в меняющихся климатических условиях. Мейен (1992), отмечая высокую устойчивость и таксономическую значимость основных типов семян и их признаков, приходит к заключению, что именно на признаках семян в значительной степени должна строиться система голосеменных. Следует отметить, что наиболее широко используются анатомические и морфологические признаки. Попытаемся оценить значение биохимических признаков. Еще А. В. Благовещенским с сотр. (1966) была показана перспективность изучения свойств белка семян в систематике и филогении растений. В частности, был предложен показатель эволюционной подвинутости таксона Ae, представляющий отношение суммы легкорастворимых белков к глютелинам и неэкстрагируемого остатка (Благовещенский, 1972). Позже была сделана попытка (Семихов, 1989) обосновать целесообразность использования этого показателя с общебиологических позиций. Для *G. biloba* этот показатель оказался довольно высоким (Ae 2,37), что отражает значительный потенциал вида. На основании изучения аминокислотного состава зародыша и эндосперма 48 таксонов семенных растений был предложен показатель степени специализированности зародыша исследованных таксонов (Ир-индекс различия) (Семихов и др., 1997). Для *G. biloba* этот показатель — один из самых высоких (14,4) среди исследованных таксонов, видимо отражающий оптимизированное отношение между зародышем и эндоспермом по аминокислотному составу. И наконец, у *G. biloba* одного из самых древних таксонов рецентных голосеменных, впервые обнаружен и исследован специфический физиолого-биохимический механизм адаптации к стрессовым условиям. Он состоит в

том, что в семени в значительном количестве (более трети от общего азота) накапливаются свободные аминокислоты и пептиды, составляющие фракцию небелкового азота. При этом свободные аминокислоты этой фракции более чем на $^3/_4$ состоят из пролина. Обладая рядом уникальных физико-химических свойств, пролин играет исключительно важную роль в преодолении растениями стрессового состояния. В этой связи исключительно высокое содержание пролина в зародыше (до 11 % от суммы аминокислот) *G. biloba*, не имеющего периода покоя, т. е. пребывающего в состоянии метаболической активности, способствовало по нашему мнению переживанию молодым растением стрессового состояния.

Подводя итоги изложенного, можно заключить, что основными физиолого-биохимическими причинами, способствовавшими выживанию *G. biloba* в меняющихся климатических условиях, являются:

— относительно высокая эволюционная подвинутость (Ае 2,37);
— оптимизация соотношения аминокислотного состава зародыша и эндосперма (Ир 14,4);
— высокое содержание пролина в целом семени (9.3 %) и в зародыше (11.0), одного из универсальных стресс-протекторных соединений, в особенности, чрезвычайно высокое содержание свободного и связанного пролина в небелковой фракции (что составляет более 40 % пролина содержащегося в целом семени) как фонда быстрого реагирования на стрессовые условия.

Оценка филогенетических отношений *G. biloba* с другими голосеменными на основе иммунохимических данных показала тесные связи с некоторыми хвойными. Четкие реакции частичной идентичности были получены для представителей *Taxodiaceae* (всех 8 исследованных таксонов) и *Cupressaceae* (для 7 из 9 таксонов), а также для *Cephalotaxaceae* и *Taxaceae*. Представители сем. *Pinaceae* дали реакции в целом более слабые, чем с *Taxodiaceae* и *Cupressaceae*, не обнаружены реакции и с араукариевыми и подокарповыми, которые некоторые исследователи (Бобров, 2002) рассматривают как отдельные линии эволюции. В целом следует отметить, что все полученные реакции по степени выраженности значительно уступали гомологичной реакции. На наш взгляд, полученные данные можно интерпретировать следующим образом. Голосеменные, видимо, монофилетичны по своим истокам, но рецентные таксоны голосеменных растений можно рассматривать лишь как таксоны парафилетичные, прошедшие многие миллионы лет по пути независимой эволюции, сохранившие в той или иной степени общие эпитопы от давно вымерших общих или близких предков.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 02-04-48093 и 05-04-48591).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Антонов А. С. О возможных причинах расхождения взглядов фено- и геносистематиков на филогению и систему высших растений // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 1. С. 3—11.

Благовещенский А. В. Биохимическая эволюция цветковых растений. М., 1966. 327 с.

Благовещенский А. В. Закономерности биохимической эволюции растений // Проблемы доместикации животных и растений. М., 1972. С. 17—22.

Бобров А. В. Филогения хвойных (анализ современных представлений). М., 2002. 194 с.

Бритиков Е. А. Биологическая роль пролина. М., 1975. 90 с.

Гаврилюк И. П., Губарева Н. К., Конарев В. Г. Выделение, фракционирование белков, используемых в геномном анализе культурных растений // Тр. прикл. ботан. генет. сел. ВИР. 1973. Т. 52. Вып. 1. С. 157—164.

Данович К. Н., Соболев А. М., Жданова Л. П. и др. Физиология семян. М., 1982. 318 с.

Еленевский А. Г., Соловьева М. П., Тихомиров В. Н. Ботаника высших или наземных растений. М., 2000. 432 с.

Золкин С. Ю., Семихов В. Ф., Арефьева Л. П., Новожилова О. А. Использование серологического метода для уточнения систематики порядка *Cycadales* // Бюл. Гл. бот. сада РАН. 2001. Вып. 182. С. 130—135.

Золкин С. Ю. Изучение свойств белков семян представителей порядка *Cycadales* Engl. и оценка их взаимоотношений с другими голосеменными и покрытосеменными на основе биохимических признаков: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2002. 20 с.

Кислов А. В. Климат в прошлом, настоящем и будущем. М., 2001. 352 с.

Конарев В. Г. Белки растений как генетические маркеры. М., 1983. 320 с.

Кузнецов Вл. В., Шевякова Н. И. Пролин при стрессе: биологическая роль, метаболизм, регуляция // Физиол. раст. 1999. Т. 46. № 2. С. 321—336.

Мейен С. В. Основы палеоботаники. М., 1987. 403 с.

Мейен С. В. Основные черты систематики и филогении голосеменных по палеоботаническим данным // Эволюция и систематика высших растений по данным палеоботаники. М., 1992. С. 40—104.

Наугольных С. В. Предполагаемые остатки гинкговых из нижнепермских отложений Приуралья и палеозойский этап в эволюции порядка *Ginkgoales* // Фундамент. пробл. ботан. и ботан. образ. Тез. докл. М., 2004. С. 162.

Новожилова О. А., Арефьева Л. П., Соколова С. М., Прусаков А. Н., Семихов В. Ф. Изучение спирторастворимых белков семян лилейных и сравнение их с проламинами злаков // Бюл. Гл. бот. сада РАН. 1991а. Вып. 160. С. 46—50.

Новожилова О. А., Арефьева Л. П., Семихов В. Ф., Прусаков А. Н., Вахромеев В. И. Исследование проламинов злаков методом SDS-электрофореза // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1991б. № 6. С. 928—933.

Новожилова О. А., Прусаков А. Н., Семихов В. Ф., Арефьева Л. П. Разнообразие глютелинов злаков (*Poaceae*) по полипептидному составу // Изв. РАН. Сер. биол. 1995. № 4. С. 508—512.

Новожилова О. А., Арефьева Л. П., Прусаков А. Н., Семихов В. Ф. Альбумины и глобулины семян злаков (*Poaceae* Barnh.) и оценка их разнообразия в семействе // Изв. РАН. Сер. биол. 1999. № 1. С. 16—24.

Пахомова В. М., Чернов И. А. Некоторые особенности индуктивной фазы неспецифического адаптационного синдрома растений // Изв. АН. Сер. биол. 1996. № 6. С. 705—715.

Семихов В. Ф. Генезис проламинов и причины их появления в процессе эволюции белкового комплекса семян злаков // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1982. № 5. С. 738—747.

Семихов В. Ф. Эволюция белкового комплекса семян и оценка эволюционной подвинутости таксонов растений // Бюл. Моск. об-ва испыт. природы. Отд. биол. 1989. Т. 94. № 6. С. 9—19.

Семихов В. Ф., Калистратова О. А. О биохимической эволюции рода *Phalaris* L. // Бюл. ГБС АН СССР. 1976. Вып. 104. С. 54—57.

Семихов В. Ф., Новожилова О. А., Прусаков А. Н., Арефьева Л. П. Сравнительное биохимическое исследование зародыша и эндосперма семенных растений // Изв. АН. Сер. биол. 1997. № 4. С. 425—433.

Семихов В. Ф., Новожилова О. А., Арефьева Л. П. Основные направления изменений в аминокислотном составе семян однодольных в процессе эволюции // Изв. АН. Сер. биол. 1998. № 5. С. 566—579.

Семихов В. Ф., Новожилова О. А., Арефьева Л. П. Изменения в аминокислотном составе семян двудольных в процессе эволюции // Изв. АН. Сер. биол. 2000а. № 1. С. 39—50.

Семихов В. Ф., Арефьева Л. П., Новожилова О. А. и др. Адаптивные типы проламинов, специализированных белков семян злаков (*Poaceae* Barnh.) // Изв. АН. Сер. Биол. 2000б. № 3. С. 303—321.

Семихов В. Ф., Новожилова О. А., Арефьева Л. П., Тимощенко А. С., Прусаков А. Н., Молканова О. И., Упелниек В. П. Уникальный физиолого-биохимический механизм адаптации злаков и возможность его использования при интродукции и отдаленной гибридизации // Отдален. Гибрид. Теория и практика. М., 2003. С. 135—155.

Семихов В. Ф., Арефьева Л. П., Золкин С. Ю., Тимошенко А. С., Новожилова О. А., Кострикин Д. С. Оценка отношений голосеменных и покрытосеменных растений на основе использования биохимических методов // Изв. АН. Сер. Биол. 2004. № 1. С. 26—41.

Созинов А. А. Полиморфизм белков и его значение в генетике и селекции. М., 1985. 272 с.

Тахтаджян А. Л. Отдел голосеменные (*Pinophyta* или *Gymnospermae*). Общая характеристика // Жизнь растений. М., 1978. Т. 4. С. 257—263.

Упелниек В. П., Брежнева Т. А., Дадашев С. Я., Новожилова О. А., Молканова О. И., Семихов В. Ф. Использование аллелей глиадинкодирующих локусов в качестве маркеров у сортов яровой мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L .) в процессе прорастания зерна // Генетика. 2003. Т. 39. № 12. С. 1680—1686.

Barnabas S., Krishnan S., Barnabas J. The branching pattern of major groups of land plants inferred from parsimony analysis of ribosomal RNA sequences // J. Biosci. 1995. Vol. 20. N 2. P. 259—272.

Beck C. B., Wight D. C. Progymnosperms // Origin and evolution of gymnosperms. New York, 1988. P. 1—84.

Bell P. R., Hansley A. R. Green plants. Their origin and diversity. Cambridge, 2000. 349 p.

Bergner J., Jensen U. Phytoserological contribution to the systematic placement of *Typhales* // Nord. J. Bot. 1989. Vol. 8. N 5. P. 447—456.

Castriotta G., Canella M. Protein classification and nitrogen extractability of grape seed meal // J. Arg. and Food Chem. 1978. Vol. 26. N 3. P. 763—765.

Chaw Sh.-M., Zharkikh A., Sung H. M., Lau T.-Ch., Li W.-H. Molecular phylogeny of extant gymnosperms and seed plant evolution: analysis of nuclear 18S rRNA sequences // Mol. Biol. Evol. 1997. Vol. 14. N 1. P. 56—68.

Chaw Sh.-M., Parcinson Ch. L., Cheng Y., Vincent T. M., Palmer J. D. Seed plant phylogeny inferred from all three plant genomes: monophily of extant gymnosperms and origin of *Gnetales* from conifers // PNAS. 2000. Vol. 97. N 8. P. 4086—4091.

Collada C., Caballero R. G., Casado R., Arogoncillo C. Different types of major storage seed proteins in *Fagaceae* species // J. Exp. Bot. 1988. Vol. 39. N 209. P. 1751—1758.

Crane P. R. Major clades and relationships in the «higher» gymnosperms // Origin and evolution of gymnosperms. New York, 1988. P. 218—272.

Doyle J. A. Phylogeny vascular plants // Ann. Rev. Ecol. Syst. 1998. Vol. 29. P. 567—599.

Goremykin V., Bobrova V., Panke J., Troitsky A. V., Antonov A., Martin W. Noncoding sequences from the slowly evolving chloroplast inverted repeat in addition to rbc α data do not support gnetalean affinities of angiosperms // Mol. Biol. Evol. 1996. V. 13. P. 383—396.

Konishi Y., Fumita Y., Ikeda. Isolation and characterization of globulin from seeds of *Amaranthus hypochodriacus* // Agr. and Biol. Chem. 1985. Vol. 49. N 5. P. 1453—1459.

Laemmli U. K. Clevage of structure proteins during the assembly head of bacteriophage T4 // Nature. 1970. Vol. 227. N 5259. P. 680—685.

Leconte H., Stevenson D. W. Cladistics of the Spermatophyta // Brittonia. 1990. V. 42. N 3. P. 197—211.

Peretiatkowicz M., Wojtaszek P., Michalski L., Gulewicz K. The amino acid composition of seed proteins and fractions of different lupine species // Bull. Pol. Acad. Sci. Biol. Sci. 1988. Vol. 36. N 1—3. P. 1—9.

Pouter N. H. Proporties of some protein fractions from bambara groundnut (*Voandzeia subterranea* (L.) Thouvrs) // J. Sci. Food and Arg. 1981. Vol. 32. N 1. P. 44—50.

Rothwell G. W. New interpretations of the earliest conifers // Rev. Palaeobot., Palynol. 1982. Vol. 37. N 1. P. 7—28.

Rothwell G. W., Scheckler S. E. Biology of ancestral gymnosperms // Origin and evolution of gymnosperms. New York: Columbia univ. press., 1988. P. 85—134.

Savard L., Li Peng, Straues S. H. et al. Chloroplast and nuclear gene sequences indicate date Pennsylvanian time for the last common ancester of extant seed plants // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 1994. Vol. 91. N 11. P. 5163—5167.

Stefanovic S., Jager M., Deutsch J. et al. Phylogenetic relationships of Conifers inferred from partial 28S rRNA gene sequences // American J. of Botany. 1998. Vol. 85. N 5. P. 688—697.

Storey R., Ahmad N., Wyn Jones R. G. Taxonomic and ecological aspects of the distribution of glycinbetaine and related compounds in plants // Oecologia. 1977. Vol. 27. N 4. P. 319—322.

Towbin H., Staehelin T., Gordon A. Electrophoretic transfer of proteins from polyacrylamide gel to nitrocellulose scheets: procedure and some applications // Proc. Nat. Acad. Sci USA. 1979. Vol. 76. P. 4350—4354.

Vallee J.-Cl. Quelques aspects du metabolisme de la proline chez divers nicotiana en function du Development // These doc. Sci nature. Fac. Vie et environement. Univ. Dijon. 1973. 131 p.

SUMMARY

The results of biochemical investigations of seed proteins of *Ginkgo biloba* L. are discussed: amino acid composition of the whole seed, embryo and endosperm; fraction composition of seed proteins; amino acid composition and electrophoretic properties of protein fractions and nonprotein fraction. Immunochemical relations of *G. biloba* to gymnosperms were evaluated by double immunodiffusion and

immunoblotting. For the first time, a specific physiologicbiochemical mechanism of adaptation of *G. biloba* is revealed, which has probably promoted overcoming the stress states during changing climatic conditions. The mechanism acts by means of the optimization of the ratio of amino acid composition of the embryo and endosperm (Id 14.4), the high content of proline (one of the universal stress-protective substances) in the whole seed (9.3 %) and in the embryo (11.0 %). The content of free and peptide proline in nonprotein fraction (over 40 % of the whole seed proline) is extremely high, that is very important as a pool for quick reaction to stress conditions. On the base of immunochemical investigations, close relations of *G. biloba* with some conifers from *Taxodiaceae*, *Cephalotaxaceae*, *Cupressaceae* and *Taxaceae* were shown. Supporting the hypothesis of primordial monophyly of gymnosperms, we regard the investigations carried out using the antisera to proteins of representatives of all four basic gymnosperms groups as grounds to suppose a view that recent taxa of basic groups of gymnosperms may be only paraphyletic, having many million years of course of independent evolution.

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.44 : 582.635.1

© М. В. Костина

СТРОЕНИЕ И ДИНАМИКА РАЗВИТИЯ ГЕНЕРАТИВНЫХ ПОБЕГОВ В РОДЕ *ULMUS* (*ULMACEAE*)

M. V. KOSTINA. THE STRUCTURE AND DEVELOPMENT DYNAMICS OF REPRODUCTIVE SHOOTS IN THE GENUS *ULMUS* (*ULMACEAE*)

Главный ботанический сад им. Н. В. Цицина РАН,
Москва, ул. Ботаническая, 4
Тел. 977-84-44
Факс 977-91-72
E-mail: mkostina@list.ru
Поступила 30.12.2004

Исследованы строение и динамика развития генеративных побегов у представителей всех секций рода *Ulmus*. Спектр разнообразия генеративных побегов в этом роде более широкий, чем предполагалось ранее. Помимо однолетних генеративных побегов, полностью отмирающих после цветения и плодоношения, у некоторых представителей развиваются олиственные побеги с интеркалярным цветорасположением. У ряда видов вязов можно наблюдать внутрипочечное ветвление, в результате которого в пазухе листа формируются групповые почки.

Ключевые слова: *Ulmus*, генеративный побег, силлептический побег, соцветие, синфлоресценция, флоральная зона, интеркалярное цветорасположение, внутрипочечное ветвление.

Ряд известных систематиков (Rheder, 1949; Krüssmann, 1978) при делении рода *Ulmus* на секции придавали первостепенное значение строению и ритму развития генеративных побегов, описывая их как «висящие» или «прямостоячие пучки» и т. п. Однако такой подход затрудняет сравнение побегов и выявление характера преобразования цветоносных систем. И. А. Грудзинская (1966), подробно рассмотрев строение парциальных соцветий (пазушных цветоносов) у видов рода *Ulmus*, пришла к выводу, что они могут быть отнесены к цимам — дихазиям (3-цветковые), двойным монохазиям (3—5—7-цветковые) или к типу промежуточному между ними (9—11-цветковые). Парциальные соцветия развиваются на главной оси генеративного побега в акропетальной последовательности и составляют соцветие, которое этим автором рассматривается в пределах типа тирс. Главными направлениями эволюции соцветий в роде *Ulmus* являются сокращение числа цветков в парциальных соцветиях, уменьшение длины главной оси генеративных побегов, укорочение цветоножек и редукция числа прицветников.

Следует заметить, что изучение строения и эволюции пазушных соцветий не решает всей проблемы, связанной с организацией и ритмом развития генеративного побега в целом. Эти признаки являются определяющими как при внутриродовой систематике рода *Ulmus*, так и при выявлении основных направлений эволюции структуры и ритма развития цветоносных систем. Цель настоящей работы состояла в изучении эволюции структуры и ритма развития генеративных побегов видов *Ulmus* с позиций типологического подхода.

Материал и методика

Строение и ритм развития генеративных побегов были рассмотрены у представителей всех секций рода *Ulmus*. Изучение генеративных побегов проводилось по материалам гербариев LE, MW, MA, а также по материалам коллекций ГБС РАН и Ботанического сада Ростовского университета.

В течение вегетационного периода проводили наблюдения за состоянием побегов, что позволило представить общую картину их развития. Генеративные побеги срезали с растений разного возрастного состояния, из разных частей кроны. Почки исследовали под бинокулярной лупой.

Результаты и обсуждение

Строение генеративных побегов представителей рода Ulmus L.

Прежде чем перейти к описанию строения генеративных побегов в роде *Ulmus*, необходимо остановиться на понятии «генеративный побег». Наиболее полно существующие взгляды на генеративный побег отражены в словарной статье под тем же названием в книге «Биоморфология растений. Иллюстрированный словарь» (Жмылев и др., 2002), в которой приводится следующее определение: «под генеративными побегами понимают побеги ветвления с редуцированными листьями (брактеями, чешуями) или безлистные побеги, несущие один или несколько цветков, собранных в простое соцветие». К генеративным побегам относят также побеги обогащения сложного соцветия. Часто генеративным побегом называют генеративный прирост побега вегетативно-генеративного.

Автор данной статьи предлагает под генеративным побегом понимать побег, сформировавшийся за один цикл видимого роста и несущий помимо листьев и почек еще и систему цветоносных осей, т. е. рассматривать генеративный побег как один из вариантов элементарного. Понятие «элементарный побег» было введено Грудзинской (1960) и широко используется в морфологии. Генеративные побеги, так же как и вегетативные, образующиеся за один цикл видимого роста, обычно имеют в основании зону укороченных междоузлий и почечных чешуй, поэтому они хорошо вычленяются в побеговой системе растения. Их наряду с вегетативными побегами можно использовать как структурно-ритмологические единицы.

Генеративные побеги у видов секции *Blepharocarpus* Dumort (*U. laevis* Pall., *U. americana* L.) отличаются большим разнообразием: могут развиваться как удлиненные олиственные побеги (рис. 1, *а*), так и укороченные безлистные, однолетние (специализированные) побеги (рис. 1, *в*), а также побеги промежуточного строения (рис. 1, *б*). Наиболее часто формируются специализированные генеративные побеги, полностью отмирающие после цветения и плодоношения. Длина таких побегов не превышает 3—7 мм. Цветоносы формируются только в пазухах почечных чешуй, при этом общее число цветков, развивающихся на генеративном побеге, колеблется от 20 до 100 (в среднем 30) (рис. 1, *в*). Листовые зачатки, образующиеся выше зоны пазушных цветоносов, отмирают вместе с верхней частью генеративного побега, на которой они располагаются (Грудзинская, 1966).

Удлиненные генеративные побеги устроены следующим образом. В их основании в пазухах почечных чешуй, начиная с 5—6-й, и нижних листьев срединной формации образуются многоцветковые пазушные цимы, а в пазухах листьев, расположенных выше, формируются почки возобновления. После плодоношения та-

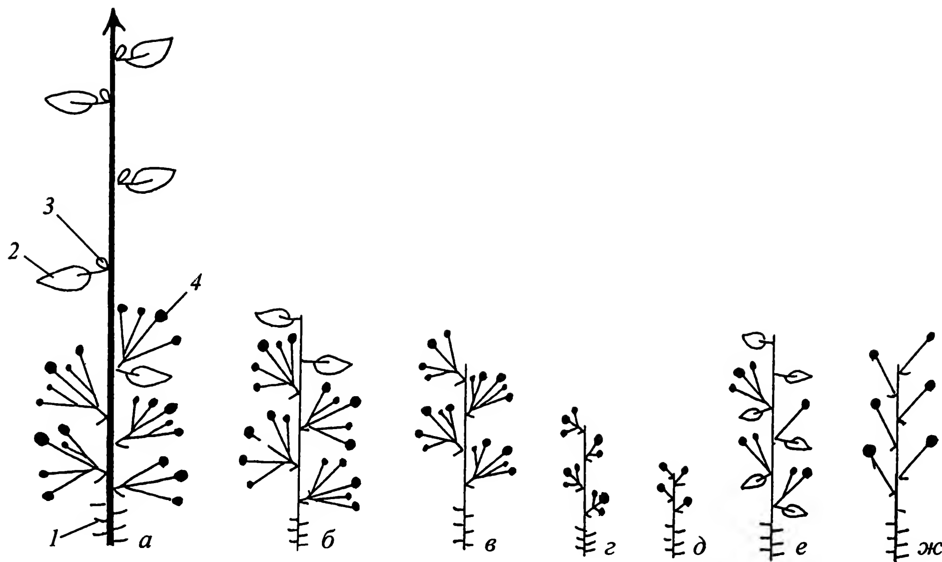


Рис. 1. Строение генеративных побегов у представителей рода *Ulmus*.

1 — почечная чешуя, *2* — лист срединной формации, *3* — почка, *4* — цветок. Жирной линией обозначена потенциально многолетняя часть побега, тонкой линией — часть побега, отмирающая после цветения и плодоношения; *а—ж* — динамика развития побегов (пояснения в тексте).

ких побегов отмирают только пазушные цветоносы, а вся ось генеративного побега входит в состав многолетней осевой системы растения (рис. 1, *а*).

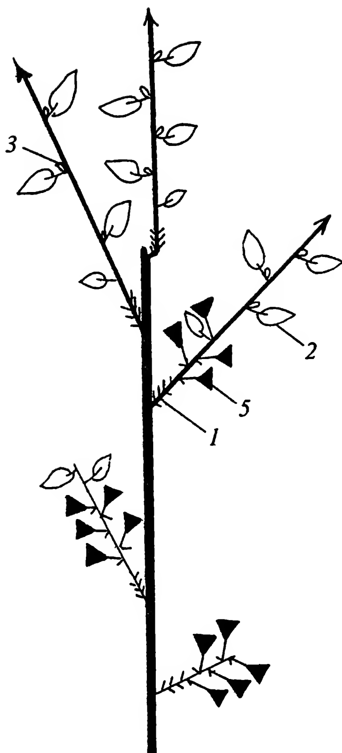
По мнению Грудзинской (1966), образование удлиненных олиственных генеративных побегов является скорее исключением, чем правилом. Их появление связывается с дефектностью цветков и плодов. Другой точки зрения придерживается С. П. Валиходжаева (1979), по наблюдениям которой развитие в Ташкентском ботаническом саду удлиненных генеративных побегов явление частое, не влияющее на полноценность цветков и плодов.

Кроме того, по нашим наблюдениям, у видов секции *Blepharocarpus* встречаются и промежуточные варианты генеративных побегов. У таких побегов, достигающих в длину 5—7 см, выше зоны пазушных цветоносов развивается несколько небольших листьев срединной формации (рис. 1, *б*).

Наблюдения автора данной статьи показывают, что на материнском побеге в расположении олиственных, специализированных и генеративных побегов промежуточного строения имеется определенная закономерность. Так, у *Ulmus laevis* из почек, находящихся в верхней части материнского побега, развиваются самые мощные вегетативные побеги. Ниже их нередко формируются олиственные генеративные побеги меньшей длины. Укороченные специализированные генеративные побеги образуются в средней и нижней части материнского побега (рис. 2). Таким образом, олиственные генеративные побеги, совмещающие функции фотосинтеза и воспроизведения, располагаются на материнском побеге между вегетативными удлиненными и специализированными укороченными генеративными побегами. Следует также отметить, что формирование удлиненных генеративных побегов обычно происходит в верхней части кроны, где ростовые процессы протекают наиболее интенсивно. Регулярное появление олиственных генеративных побегов в определенной части кроны не позволяет считать их аномальными ва-

Рис. 2. Расположение вегетативных и генеративных побегов на материнском побеге *Ulmus laevis*.

5 — пазушный цветонос. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.



риантами, образовавшимися в результате пролификации специализированных генеративных побегов. Побеги такого рода типичны для представителей рассматриваемой секции, но встречаются реже специализированных.

Сходная картина разнообразия генеративных побегов наблюдается у *Hippophae rhamnoides* L. (Кузнецова, 1987, 1991). Только процент встречаемости олиственных генеративных побегов у этого вида выше, чем у представителей рассмотренной секции вязов.

У большинства видов секции *Madocarpus* Dumort. формируются только укороченные специализированные генеративные побеги, у которых не развиваются листья срединной формации (рис. 1, *д*). Размеры генеративных побегов и число цветков в цимах у разных видов секции различаются. В среднем число цветков, образующихся на генеративном побеге, у большинства представителей этого семейства, например у *U. pumila* L., *U. canescens* Melville (*U. campestris* L.), *U. glabra* Huds., равно 15—30. Более многоцветковые генеративные побеги образуются у *U. macrocarpa* Hance, *U. fulva* Michx. (*U. rubra* Muehl.), *U. laciniata* (Trautv.) Mayr., *U. wallichiana* Planch. У этих же видов изредка можно наблюдать формирование удлиненных олиственных побегов (Валиходжаева, 1979; Костина, 2003).

У видов секции *Microptelea* (Spach.) Benth. et Hook. (*U. parvifolia* Jacq., *U. crassifolia* Nutt.) развиваются только специализированные генеративные побеги. Пазушные цимы состоят из 1—3 цветков. Всего на генеративных побегах образуется от 3—6 до 15 цветков; длина главной оси соцветия не превышает 1 мм (рис. 1, *д*).

Виды этой секции, как и остальные вязы, цветут один раз в году в конце лета или в начале осени. Ряд исследователей (Грудзинская, 1966; Валиходжаева, 1979) полагают, что генеративные почки у видов секции *Microptelea* не имеют периода покоя. Однако период покоя генеративных почек у этих видов все же есть, но по сравнению с другими видами рода его продолжительность сокращается в силу ритмологических особенностей формирования генеративных и вегетативных побегов. Так, развитие вегетативных побегов *U. parvifolia* и *U. crassifolia* происходит в марте—апреле. С конца апреля на этих побегах начинают формироваться генеративные почки, а в июне соцветие и цветки в этих почках уже полностью дифференцированы. Цветение *U. parvifolia* и *U. crassifolia* начинается с середины августа (Валиходжаева, 1979), и таким образом, период покоя генеративных почек у этих видов составляет около 1.5 мес.

У видов секции *Chaetoptelea* (Liebm.) Schneid. (*U. thomasii* Sarg., *U. alata* Michx.) длина однолетних генеративных побегов достигает 3—4 см. На некоторых побегах выше зоны пазушных цветоносов развиваются небольшие зеленые листья длиной до 5—7 мм. Число цветков в пазушных цимах может сократиться до одно-

го. В этом случае генеративный побег завершается структурой, которую можно описать как открытую брактеозную кисть (рис. 1, *е*, *ж*).

У *U. serotina* Sarg. (секция *Trichoptelea* Schneid.) генеративные побеги также завершаются подобной кистью, но в отличие от видов секции *Chaetoptelea* этот вид цветет осенью.

Внутрипочечное ветвление у представителей рода Ulmus

При внутрипочечном ветвлении боковые почки формируются на побеге в период его внутрипочечного роста (Жмылев и др., 2002). В результате этого процесса в пазухе листа может образоваться не одна почка, а целая группа, состоящая из материнской и одной или нескольких дочерних.

Как показывают наши наблюдения, процесс ветвления пазушных почек коррелирует с целым рядом структурных особенностей генеративных побегов. Он обычно происходит у видов с однолетними генеративными побегами, имеющими небольшие размеры и малоцветковые соцветия. Ветвление пазушных почек характерно для всех представителей рода *Prunus* s. l. (Витковский, 1984; Костина, 1999), а также некоторых видов рода *Acer* L. (Михалевская, 2002). По нашим наблюдениям, встречается оно и у *Fraxinus excelsior* L. у некоторых видов рода *Salix* L. В пределах родов *Prunus*, *Acer*, *Fraxinus*, *Salix* генеративные побеги по степени выраженности вегетативной зоны и числу цветков в соцветии можно расположить в сравнительно-морфологические ряды, которые наглядно демонстрируют зависимость между способностью почек к ветвлению и степенью редукции генеративных побегов. Ветвление пазушных почек во всех рассмотренных нами систематических группах подчинено вполне определенным закономерностям. Так, дочерние почки обычно развиваются в пазухах предлистьев (первые два листа на боковом побеге) материнской почки и реже в пазухах вышерасположенных почечных чешуй. Иногда могут ветвиться и дочерние почки. Материнская почка может быть как вегетативной, так и генеративной, дочерние же почки, как правило, бывают генеративными.

Нами высказано предположение, что те же самые закономерности характерны и для вязов. Была предпринята попытка найти групповые почки у представителей этой систематической группы. Наблюдения показали, что групповые почки формируются у *U. parvifolia*, *U. pumila* L., которые имеют среди вязов самые короткие и малоцветковые генеративные побеги. Причем групповые почки можно наблюдать не на всех экземплярах, а только на тех, которые произрастают в условиях благоприятного освещения (рис. 3, *а*). У *U. pumila* материнская генеративная почка нередко имеет более крупные размеры по сравнению с дочерними. Это обусловлено тем, что число цветков в материнской почке в 2—2.5 раза больше, чем в дочерних. Кроме того, зачатки цветков в материнской почке имеют несколько бóльшие размеры, чем в дочерних.

Групповые почки можно рассматривать как систему зачаточных побегов, сформировавшуюся на этапе внутрипочечного силлептического ветвления материнской почки. В том случае, когда из групповых почек развиваются только генеративные однолетние побеги, формируется система, по многим признакам подходящая под определение сложного соцветия, поскольку такая система формируется в результате силлепсиса и полностью отмирает после цветения и плодоношения (рис. 6, *б*). Соцветие же обычно определяют как специализированную систему силлептических побегов, стебли которой несут цветки и более или менее видоизмененные листья (брактеи), и полностью отмирающую после цветения и плодоношения (Жмы-

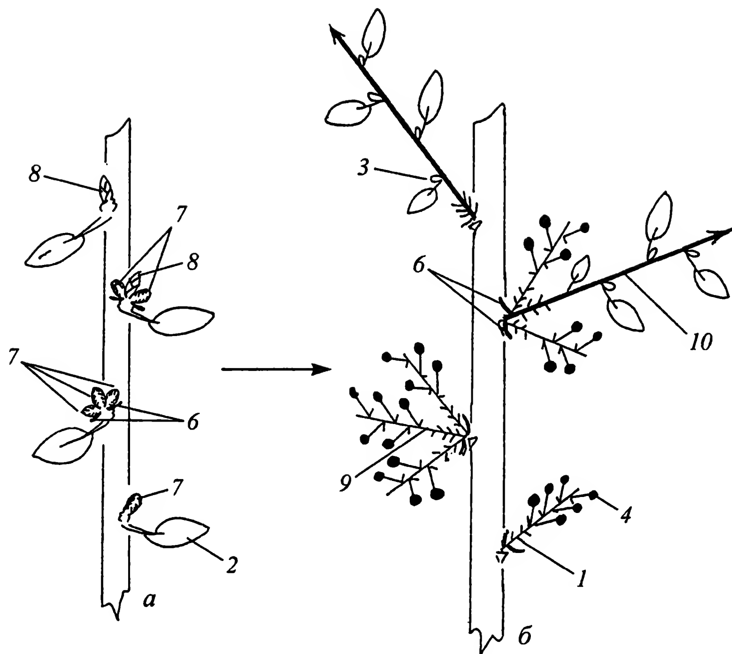


Рис. 3. Одиночные и групповые почки и развивающиеся из них системы побегов у некоторых представителей рода *Ulmus*.

6 — предлист, *7* — генеративная почка, *8* — вегетативная почка, *9* — система генеративных побегов, формирующихся из групповых почек, *10* — система вегетативного и генеративных побегов, формирующихся их групповых почек. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1, 2.

лев и др., 2002). Если же из материнской почки образуется вегетативный побег, а из дочерних — генеративные, то формирующаяся система побегов во многом напоминает генеративный побег с пазушными цветоносами, расположенными в самом его основании (рис. 6, *б*).

Прежде чем перейти к обсуждению эволюции структуры и ритма развития генеративных побегов в роде *Ulmus*, необходимо остановиться на закономерностях организации систем побегов, формирующихся за один цикл видимого роста.

У древесных растений умеренной зоны за один цикл роста, как правило, формируется неразветвленный вегетативный побег. Впервые на тот факт, что за один цикл роста может сформироваться система побегов, состоящая из материнского и боковых, обратила внимание О. Б. Михалевская (1995). Такие системы побегов регулярно развиваются, например, у видов рода *Ulmus*, *Salix* L., *Betula* L., *Prunus* s. l. Формирование систем подобного рода связано с силлептическим ветвлением. При силлепсисе боковые побеги развиваются без периода покоя, одновременно с продолжающимся ростом материнского побега (Жмылев и др., 2002). Особенности развития силлептических побегов отражаются на их строении. В основании таких побегов обычно нет коротких междоузлий и почечных чешуй, а первые филломы представляют собой листья срединной формации (Tomlinson, Gill, 1973).

В вегетативной сфере развитие силлептических побегов обычно происходит акропетально, т. е. самыми первыми на оси материнского побега возникают нижние силлептические побеги (рис. 4, *а*). Однако иногда гибель верхушечной меристемы материнского побега во время его интенсивного роста (в результате экзогенных или эндогенных причин) может вызвать развитие силлептических побегов в бази-

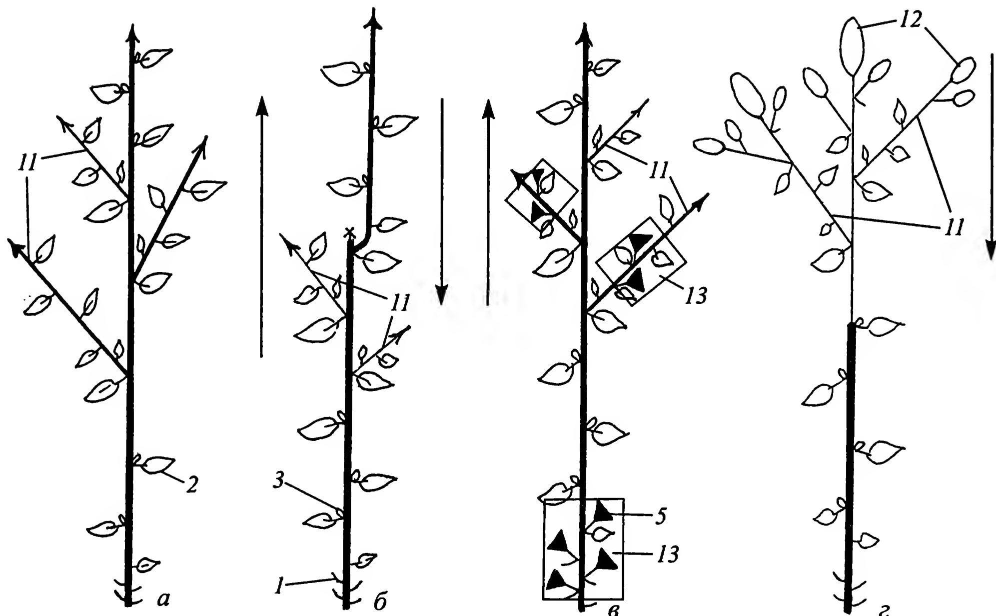


Рис. 4. Основные типы вегетативных и генеративных побегов.
11 — силлептические побеги, *12* — флоральная единица, *13* — флоральная зона. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1—3. Стрелками показано направление развития силлептических побегов.

петальной последовательности. Такое явление мы наблюдали у *Prunus pensylvanica* L., *Acer tataricum* L. (рис. 4, *б*).

В обоих случаях в основании силлептических побегов не формируется почечное кольцо, и их развитие происходит при продолжении видимого роста материнского побега. Однако при акропетальной последовательности развития верхушечная меристема материнского побега сохраняет способность к неограниченному нарастанию, а при базипетальном направлении развития силлептических побегов материнский побег по тем или иным причинам утрачивает данную способность, но его видимый рост продолжается за счет деятельности интеркалярных меристем. По-видимому, в этом случае гибель верхушечной меристемы приводит к снятию апикального доминирования и вызывает образование силлептических побегов. Совершенно очевидно, что описанные выше способы развития силлептических побегов имеют разные физиологические механизмы регуляции. Однако до сих пор на эти принципиально важные различия исследователи не обращали внимания. Автор данной статьи для того, чтобы дифференцировать два типа ветвления без периода покоя, предлагает называть силлептическое ветвление, происходящее в акропетальной последовательности, α-силлепсисом, а в базипетальной — β-силлепсисом.

Генеративные побеги в отличие от вегетативных почти всегда представляют собой систему побегов. Это, как уже отмечалось выше, связано с тем, что они несут не только листья и почки, но и систему цветоносных осей, формирующуюся в результате быстрого ветвления, т. е. силлептически.

Одним из принципов построения систем цветоносных осей (Troll , 1964, 1969) является «принцип наличия повторяющихся осей». Согласно этому принципу, система цветоносных осей состоит из группировки цветков, развивающейся на оси

главного побега и точно таких же группировок, формирующихся на побегах, повторяющих строение главного.

В зависимости от поведения верхушечной меристемы после образования на главной оси группировки цветков и от направления развития боковых осей, повторяющих строение главной, автор данной статьи выделил 2 их основных типа — моноподиальный и симподиальный (Костина, 2004, 2005).

Верхушечная меристема генеративных побегов первого типа после образования на главной оси группировки цветков (флоральной зоны) сохраняет способность к дальнейшему нарастанию. Флоральная зона состоит из пазушных цветоносов, которые могут представлять собой как отдельные цветки, так и монохазии или дихазии, а также кисти и т. д. У некоторых видов, например *Frangula alnus* Mill. (Труш, 1987), *Securinega suffruticosa* (Pall.) (Rheder, 1949), могут развиваться боковые олиственные побеги, на которых в свою очередь формируются флоральные зоны, подобные той, которая образовалась на главной оси. Развитие пазушных цветоносов и силлептических олиственных побегов происходит в акропетальной последовательности (порядок же заложения и раскрытия цветков в самих пазушных цветоносах может быть как акропетальным, так и базипетальным, что определяется строением пазушной группировки цветков). После цветения и плодоношения отмирают только пазушные цветоносы, а главная ось материнского и дочерних побегов входит в состав многолетней осевой системы растения (рис. 4, *в*).

Моноподиальный тип известен под названием «интеркалярное соцветие», или «интеркалярное цветорасположение» (Parkin, 1914; Кузнецова, 1987, 1991; Кузнецова и др., 1992), и встречается примерно у 1/3 древесных растений умеренной климатической зоны. Интеркалярному цветорасположению никогда не придавался статус самостоятельного типа. Ряд исследователей рассматривали интеркалярные соцветия как структуры, предшествующие в эволюционном плане генеративным побегам симподиального типа (Parkin, 1914; Кузнецова, 1987, 1991). W. Troll (1964, 1969), наоборот, полагал, что интеркалярные соцветия произошли из побегов симподиального типа путем пролификации соцветий.

Второй тип генеративных побегов назван автором данной статьи симподиальным.

При формировании этого типа главная ось системы завершается группировкой цветков, образование которой ведет к прекращению моноподиального нарастания и вызывает развитие боковых силлептических побегов в базипетальной последовательности. Те в свою очередь также завершаются группировками цветков, аналогичными той, что развивается на главной оси материнского побега. Группировки цветков, завершающих главную и боковые оси генеративных побегов первого типа, называются флоральными единицами (Maresquelle, Sell, 1965), а боковые оси, повторяющие строение главной, паракладиями (Troll, 1964, 1969). После цветения и плодоношения нередко отмирает вся система цветоносных осей вплоть до почек возобновления, находящихся в вегетативной зоне генеративного побега (рис. 4, *г*). У кустарников или полукустарников почки возобновления могут формироваться и на олиственных боковых цветоносных побегах.

Симподиальный тип генеративных побегов широко распространен среди растений умеренной зоны и встречается более чем у 2/3 древесных растений и подавляющего большинства травянистых. Вероятно, поэтому системы цветоносных осей побегов такого рода более подробно изучены и описаны (Troll, 1964, 1969; Maresquelle, Sell, 1965). Строение и развитие этих побегов в целом рассмотрено Т. В. Кузнецовой (1985а, б).

Флоральная единица, как уже отмечалось ранее, может состоять из одного цветка, занимающего терминальное положение, или иметь более сложное строение,

представляя собой кисть, тирс или их производные. В последнем случае порядок распускания цветков в пределах флоральной единицы бывает акропетальным. Однако направление развития паракладиев, образование которых стимулируется формированием флоральной единицы на главной оси генеративного побега, остается базипетальным (Maresquelle, Sell, 1965; Кузнецова, 1985а, б, 1991).

Равнозначность выделенных типов обусловлена существованием двух равнозначных физиологических механизмов, регулирующих силлептическое (быстрое) ветвление, которые и определяют размещение цветков. Следует отметить, что у длительноцветущих тропических древесных растений вполне возможно существование и других вариантов расположения эфемерных цветоносных осей в пределах побега одного цикла роста, но этот вопрос выходит за рамки настоящей работы.

Как уже было показано выше, оба способа образования силлептических побегов встречаются при формировании систем как вегетативных, так и генеративных побегов. Однако в вегетативной сфере развитие силлептических побегов чаще происходит в акропетальной последовательности, а в генеративной — в базипетальной.

Разнообразие систем генеративных побегов возникает в основном за счет варьирования их структурных элементов, поэтому генеративнные побеги, относящиеся к одному и тому же типу, могут внешне сильно отличаться друг от друга и выполнять разные функции в построении побегового тела древесного растения (Костина, 2005).

Генеративные побеги моноподиального типа, формирующиеся у разных видов, своим многообразием обязаны:

1) строению пазушных цветоносов, образующих флоральную зону (рис. 5, *а*);

2) наличию, например у *Frangula alnus* Mill. (рис. 5, *б*), или отсутствию, например у видов рода *Lonicera* L., силлептических побегов, повторяющих строение главного (рис. 5, *в—з*);

3) положению зоны пазушных цветоносов, которая может располагаться в основании генеративного побега, например у *Lonicera caerulea* L., в его средней или верхней части, как у *Lonicera xylosteum* L. (рис. 5, *в*, *г*);

4) характеру завершения генеративного побега. Генеративные побеги моноподиального типа могут завершаться верхушечной почкой, как у видов рода *Lonicera* (рис. 5, *в—д*), или же верхушечная почка в конце цикла развития по тем или иным причинам отмирает, например у вязов, *Hippophaë rhamnoides* L. (рис. 5, *е—з*). Однако отмирание верхушечной меристемы в отличие от генеративных побегов симподиального типа не связано с образованием цветков.

5) степени развития вегетативной зоны. В случае ее полной редукции формируются однолетние побеги, например у вязов, *Hippophaë rhamnoides* (рис. 5, *ж*, *з*).

Генеративные побеги симподиального типа разных видов различаются:

1) строением флоральной единицы (рис. 6, *а*);

2) степенью разветвленности паракладиев. Разветвленные и олиственные паракладии характерны, например, для *Spiraea japonica* L. (рис. 6, *б*). Менее разветвленные паракладии формируются, например, у *Sorbus aucuparia* L. (рис. 6, *в*). В том случае, когда паракладии не развиваются, соцветие состоит только из одной флоральной единицы, например у *Spiraea media* L. (рис. 6, *е*);

3) наличием, например у *Cornus alba* L. (рис. 6, *г*), или отсутствием перевершинивания (рис. 6, *б*, *в*);

4) разным строением вегетативной зоны. У одних видов под соцветием обычно формируются силлептические вегетативные побеги, например у *Acer platanoides* L. (рис. 6, *д*), у других — генеративные или вегетативные почки, например у *Acer pseudosieboldianum* L. (рис. 6, *в*). Редукция вегетативной зоны приводит к образо-

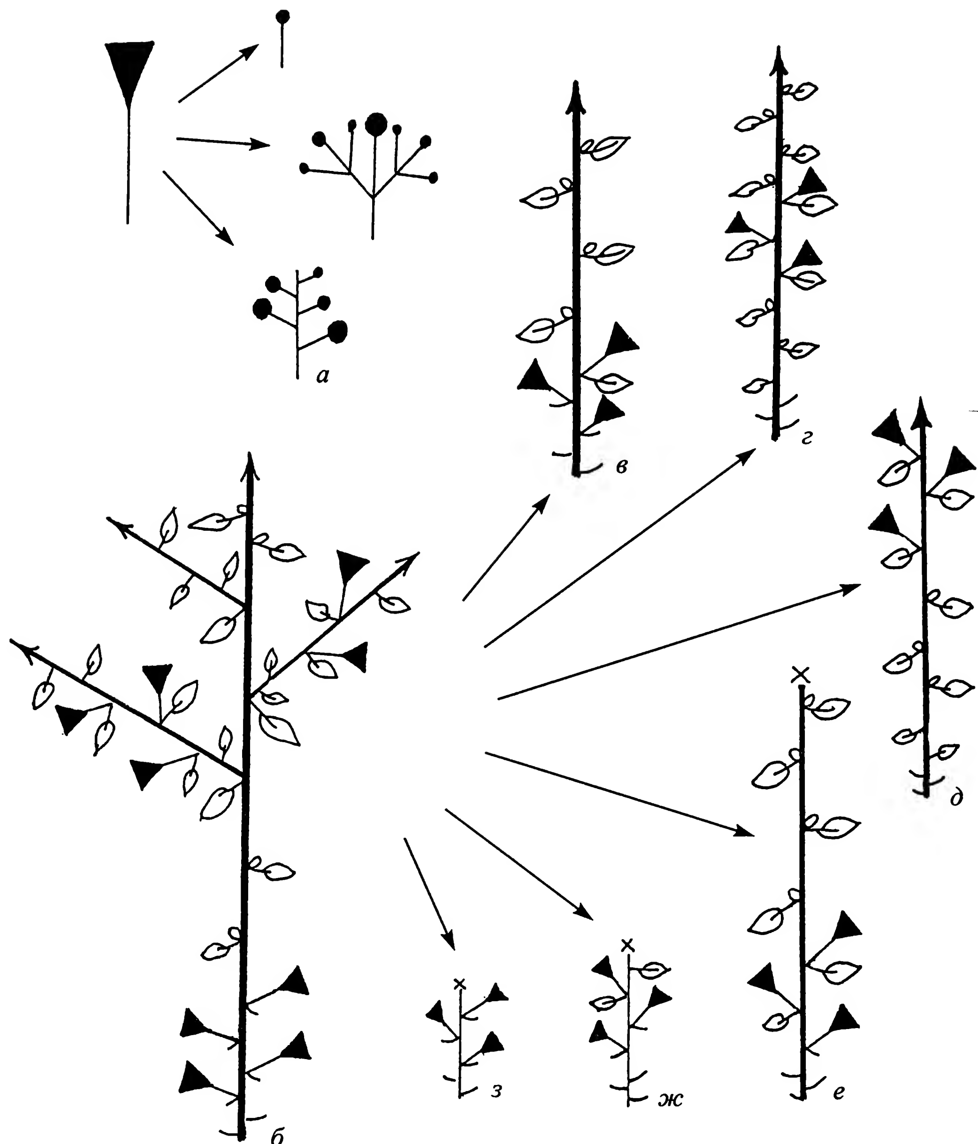


Рис. 5. Разнообразие генеративных побегов, возникающих на основе побегов моноподиального типа. Обозначения те же, что и на рис. 1—4.

ванию однолетних генеративных побегов, полностью отмирающих после цветения и плодоношения, например у *Acer negundo* L. (рис. 6, *ж*).

Следует обратить внимание на то, что специализированные однолетние генеративные побеги, т. е. побеги, на которых не развиваются листья срединной формации, могут образоваться на основе систем генеративных побегов как моноподиального, так и симподиального типа. Для установления их происхождения необходимо изучить все разнообразие генеративных побегов, встречающееся у данного вида. При этом следует принимать во внимание следующее: у древесных растений частота встречаемости того или иного варианта генеративных побегов нередко зависит от возрастного состояния и от положения в кроне. А в поле зрения исследова-

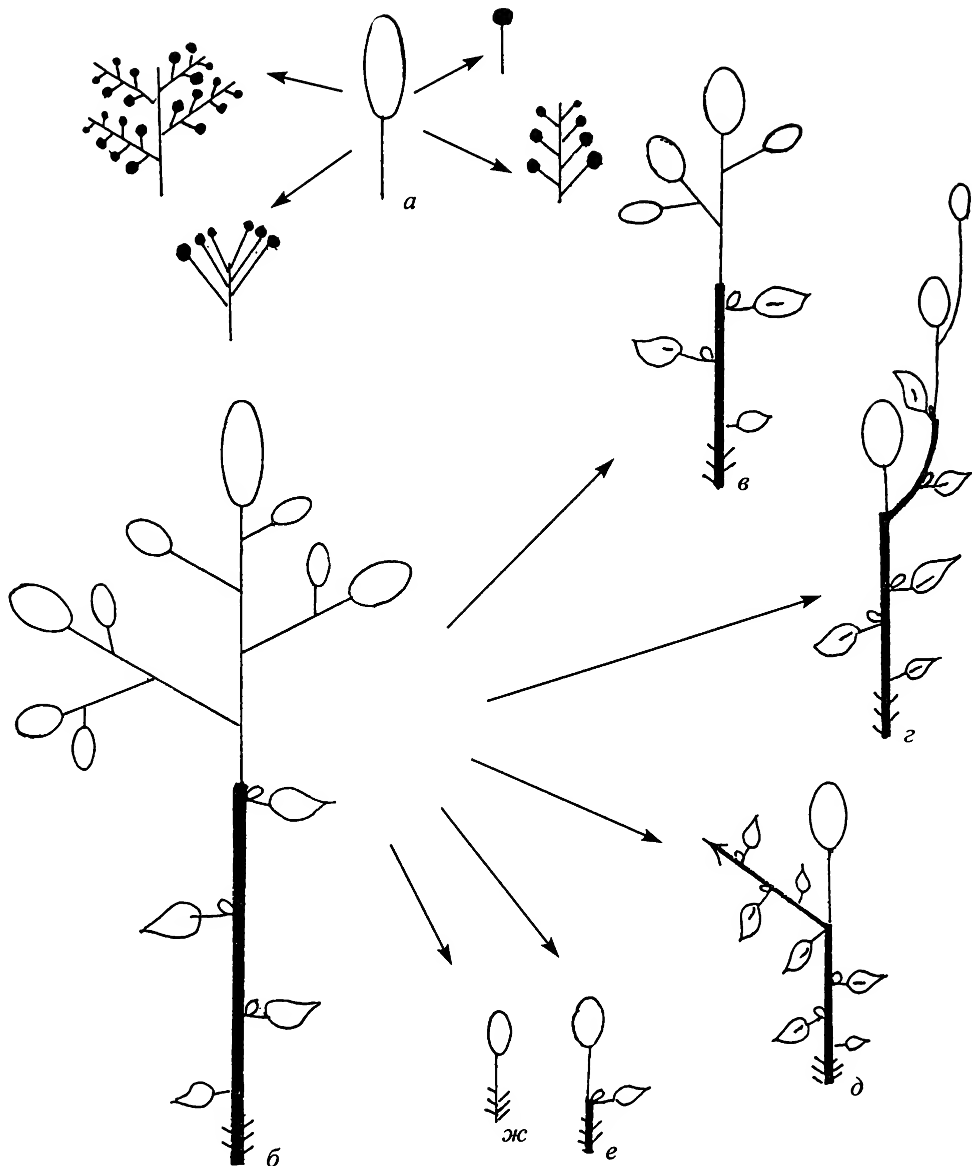


Рис. 6. Разнообразие генеративных побегов, возникающих на основе симподиального типа. Обозначения те же, что и на рис. 1—5.

теля обычно попадают генеративные побеги, развивающиеся в пределах вытянутой руки. Кроме того, для решения этого вопроса нужно рассмотреть и аномальные варианты генеративных побегов. Изучение генеративных побегов серии близкородственных таксонов также нередко помогает определить принадлежность специализированных побегов к моноподиальному или симподиальному типу.

Необходимо остановиться на некоторых вопросах, связанных с терминологией, отражающей разные уровни выделения объектов.

Для обозначения систем цветоносных побегов используют 2 понятия: «соцветие» и «синфлоресценция». Под соцветием обычно понимают специализиро-

ванную систему силлептических побегов, стебли которых несут цветки и более или менее видоизмененные листья (брактеи) и полностью отмирают после цветения и плодоношения. В рамках этого понятия были описаны основные закономерности взаимного расположения цветоносных осей. В этом направлении проделана огромная работа, и, видимо, основные типы соцветий уже выявлены и нашли отражение в учебной литературе для вузов (Васильев и др., 1978, 1988; Тахтаджян, 1981).

Понятие «синфлоресценция» обычно распространяется на всю систему цветоносных осей, развивающуюся в пределах генеративных побегов симподиального типа вне зависимости от степени специализации. В рамках этого понятия, введенного Troll (1964, 1969), были изучены структурные особенности систем побегов такого рода и установлены закономерности преобразования флоральных единиц (Maresquelle, Sell, 1965; Кузнецова, 1985а, б, 1991).

Однако понятие «синфлоресценция» невозможно распространить на побеги с интеркалярным цветорасположением, хотя такие попытки неоднократно предпринимались, например В. С. Житковым и Э. Т. Мамедовой (1983). Это, как уже отмечалось выше, связано с разными физиологическими механизмами, вызывающими силлептическое ветвление и размещение цветков на побегах симподиального и моноподиального типов.

Таким образом, понятия «соцветие» и «синфлоресценция» не охватывают всего разнообразия цветоносных систем, образовавшихся в результате силлепсиса. Однако переход на более высокий уровень обобщения, т. е. на уровень систем побегов, образующихся за один цикл видимого роста, позволяет выявить как общие закономерности организации этих систем, так и принципиальные различия между ними.

Возвращаясь к генеративным побегам вязов, представляется обоснованным считать, что описанные олиственные и специализированные генеративные побеги вязов относятся к типу побегов с интеркалярным цветорасположением (по терминологии автора данной статьи — к побегам моноподиального типа). Характерными особенностями данных побегов являются расположение флоральной зоны в их основании, отсутствие олиственных силлептических побегов и прекращение верхушечного роста в конце вегетационного сезона. Происхождение всего разнообразия генеративных побегов у этого рода связано, прежде всего, со степенью развития вегетативной зоны. В случае ее полной редукции формируются однолетние генеративные побеги. Секции рода *Ulmus* различаются частотой встречаемости олиственных и специализированных генеративных побегов. Если в секции *Blepharocarpus* регулярно развиваются как те, так и другие, то в секции *Madocarpus* и особенно в секции *Microptelea* появление таких побегов можно уже рассматривать как отклонение от нормы. В секциях *Chaetoptelea* и *Trichoptelea* на принадлежность генеративных побегов к побегам с интеркалярным цветорасположением указывают небольшие зеленые листья, развивающиеся выше зоны пазушных цветоносов.

Эволюционная перестройка генеративных побегов в роде Ulmus

Один из вариантов перестройки цветоносных побеговых систем вязов, выявленный Грудзинской (1966), связан с уменьшением размеров генеративных побегов и числа цветков в пазушных цимах. Исходными для рода *Ulmus* она считала генеративные побеги, завершающиеся компактной тирсоидной метелкой, что харак-

терно для видов секции *Blepharocarpus*. От них, по ее мнению, эволюция шла в направлении развития генеративных побегов с соцветием: в виде малоцветковой тирсоидной головки (секции *Madocarpus* и *Microptelea*) или с открытой брактеозной кистью (секции *Chaetoptelea* и *Trichoptelea*).

Разделяя это представление о значении редукции в эволюции парциальных соцветий, автор данной статьи тем не менее считает, что на основании изложенных выше наблюдений и теоретических построений можно сделать вывод о том, что исходными генеративными побегами рода *Ulmus* были олиственные удлиненные побеги с интеркалярным цветорасположением. От них в результате редукции вегетативной зоны возникли специализированные однолетние генеративные побеги. При этом у видов секции *Trichoptelea* и *Chaetoptelea* ось генеративных побегов удлиняется до 4—5 см, а у видов секций *Madocarpus* и *Microptelea*, наоборот, сокращается до 1 мм.

Параллельно с уменьшением размеров генеративных побегов и числа цветков на них, в пределах рода прослеживается тенденция к ветвлению пазушных почек.

Заключение

На основании проведенного исследования было установлено, что генеративные побеги видов рода *Ulmus* следует отнести к моноподиальному типу. Генеративные побеги вязов различаются по числу цветков в пазушных цимах, степени выраженности вегетативной зоны и способности к внутрипочечному ветвлению.

Эволюционная перестройка генеративных побегов может протекать не только в направлении уменьшения числа цветков в пазушных цимах. Существуют и другие пути эволюционных преобразований. Один из них, связанный с редукцией вегетативной зоны генеративных побегов, привел к возникновению из олиственных генеративных побегов однолетних специализированных. Одновременно с уменьшением размеров генеративных побегов и числа цветков на них у некоторых видов вязов выявляется тенденция к внутрипочечному ветвлению. Развивающиеся из групповых почек системы побегов по ритму развития и характеру отмирания после цветения и плодоношения приближаются или к однолетним генеративным побегам со сложным верхушечным соцветием, или к олиственным генеративным побегам с интеркалярным цветорасположением. Структурные перестройки подобного рода можно отнести к псевдоциклическим преобразованиям. При преобразованиях такого типа исходные системы по признакам организации подобны конечным системам, но различаются степенью сложности составляющих их элементов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Валиходжаева С. П. Интродуцированные виды рода *Ulmus* L. в Ботаническом саду АН УзССР // Дендрология Узбекистана. Ташкент, 1979. Т. X. С. 177—253.

Васильев А. Е., Воронин Н. С., Еленевский А. Г. и др. Ботаника. Анатомия и морфология растений. М., 1978. 478 с.

Васильев А. Е., Воронин Н. С., Еленевский А. Г., Серебрякова Т. И., Шорина Н. И.. Ботаника. Анатомия и морфология растений. М., 1988. 480 с.

Витковский В. Л. Морфогенез плодовых растений. Л., 1984, 207 с.

Грудзинская И. А. Летнее побегообразование у древесных растений и его классификация // Бот. журн. 1960. Т. 45. № 7. С. 968—978.

Грудзинская И. А. Соцветия видов *Ulmus* L. (Формирование, строение и некоторые вопросы эволюции) // Бот. журн. 1966. Т. 51. № 1. С. 15—28.

Житков В. С., Мамедова Э. Т. О развитии строении побеговой системы рода *Episcia* в связи с морфологией соцветия семейства *Gesneriaceae* // Бюл. Гл. бот. сада. 1983. Вып. 129. С. 95—100.

Жмылев П. Ю., Алексеев Ю. Е., Карпухина Е. А., Баландин С. А. Биоморфология растений. М., 2002. 240 с.

Костина М. В. Ветвление пазушных почек у древесных представителей розоцветных // Бюл. Гл. бот. сада. 1999. Вып. 180. С. 110—121.

Костина М. В. Эволюция структуры и ритма развития цветоносных побегов в роде *Ulmus* L. (*Ulmaceae*) // Тез. докл. XI Междунар. совещ. по филогении растений. М., 2003. С. 52—53.

Костина М. В. Основные типы элементарных побегов // Тез. «Фунд. проблемы ботаники и ботанического образования: традиции и перспективы». М., 2004. С. 34—35.

Костина М. В. Строение и ритм развития генеративных побегов древесных растений в связи с продолжительностью цветения // Бюл. Гл. бот. сада. 2005. Вып. 189. С. 188—207.

Кузнецова Т. В. Методы исследования соцветий. I. Описательный метод и концепция синфлоресценций Вильгельма Тролля // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1985а. Т. 90. Вып. 3. С. 62—72.

Кузнецова Т. В. Методы исследования соцветий. II. Концепция псевдоциклов // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1985б. Т. 90, Вып. 6. С. 92—105.

Кузнецова Т. В. Методы исследования соцветий. III. Проблема интеркалярного соцветия // Бюл. МОИП. Отд. Биол. 1987. Т. 92. Вып. 1. С. 81—97.

Кузнецова Т. В., Пряхина Н. И., Яковлев Г. П. Соцветия. Морфологическая классификация. 1992. 126 с.

Михалевская О. Б. Структура и развитие боковых силлептических побегов у древесных растений и представление об элементарном побеге // Актуальные вопросы экологической морфологии растений. М., 1995. С. 70—76.

Михалевская О. Б. Структура и регуляция побеговых систем и элементарных побегов у некоторых видов *Acer* (*Aceraceae*) // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 5. С. 42—52.

Михалевская О. Б. Морфогенез побегов древесных растений. Этапы морфогенеза и их регуляция. М., 2002. 66 с.

Тахтаджян А. Л. Жизнь растений. М., 1981. Т. 5. Ч. 1. С. 38—43.

Труш И. А. Развитие моноподиального побега *Frangula alnus* Mill. (*Rhamnaceae*). Морфогенез и ритм развития высших растений. М., 1987. С. 38—45.

Krüssmann G. Handbuch der Laubgehölze. Berlin—Hamburg, 1978. Bd 3. 496 S.

Maresquelle H. J., Sell Y. Les problèmes physiologiques de la floraison descendante // Bull. Soc. franç. physiol. végét. 1965. T. 11. N 1. P. 94—98.

Parkin J. The evolution of the inflorescence // J. Linn. Soc. Bot. 1914. N 287. P. 511—553.

Rheder A. Manual of cultivated trees and shrubs hardy in North America. New York, 1949.

Tomlinson P. B., Gill A. M. Growth habits of tropical trees: some guiding principles // Tropical forest ecosystems in Africa and South America: a comparative review. Wash. (D. C.). 1973. P. 129—143.

Troll W. Die Infloreszenzen. Jena, 1964. Bd 1. 615 S.; 1969. Bd 2. 630 S.

SUMMARY

The structure and development rhythm of reproductive shoots are studied for representatives of all the sections of *Ulmus*. The ancestral type of the reproductive shoots is supposed to be a foliated perennial shoot with intercalar floscules. This type evolved, by the reduction of vegetative zone, into annual specialized generative shoots. The reduction of the shoot size and the number of flowers is accompanied with a trend of buds to ramify and to form several buds in one leaf axil. These latter buds produce shoot systems which, by their development rhythm and deciduous pattern, approximate to «true» floscules or to foliated reproductive shoots with intercalar floscules. The structural rearrangements within *Ulmus* may be classified as pseudo-cyclic patterns, which differ in their elements' complexity.

УДК 581.44 : 582.662 Бот. журн., 2006 г., т. 91, № 7

© Ж. А. Акопян

МОРФОГЕНЕЗ ПОЛУКУСТАРНИКА *SALSOLA VERRUCOSA* (*CHENOPODIACEAE*)

J. A. AKOPIAN. MORPHOGENESIS OF THE SEMISHRUB *SALSOLA VERRUCOSA* (*CHENOPODIACEAE*)

Институт ботаники АН Армении
375063 Ереван, Аван
Поступила 16.05.2005

Изучен большой жизненный цикл *Salsola verrucosa*, состоящий из 3 периодов и 8 возрастных состояний. Выявлены особенности морфогенеза полукустарника и внутрипобеговой ярусной изменчивости. В зависимости от уровня жизнеспособности особей и изменчивости форм роста для *S. verrucosa* выделены 3 основных типа развития. Приводятся некоторые биолого-морфологические особенности прорастания семян, цветения и плодоношения.
Ключевые слова: морфогенез, полукустарники, *Salsola*, *Chenopodiaceae*.

Salsola verrucosa M. Bieb. — ксероморфный полукустарник, произрастающий в солончаковой и гипсовой полупустынях Армении в Ереванском и Мегринском флористических районах. Распространен также в Нахичеване, северо-западном Иране, на юго-западе Каспийской низменности и в восточной Анатолии. В формациях ксеноморфных гипсофитов *S. verrucosa* нередко занимает доминирующее положение, где произрастает с *Salsola cana* C. Koch, *S. tomentosa* (Moq.) Spach, *Noaea mucronata* (Forssk.) Aschers et Schweine, *Acantholimon armenum* Boiss. et Huet., *Haplophyllum villosum* (Bieb.) G. Don, *Euphorbia marschalliana* Boiss., *Lactuca takhtadzhianii* Sosn., *Stachys inflata* Benth., с видами *Aristida* и *Stipa*. Нередко образует смешанные фитоценозы с *Artemisia fragrans* Willd., *Halothamnus glaucus* (M.B.) Botsch., *Acantholimon karelinii* (Stschegl.) Bunge и полупустынными эфемерами. На слабо засоленных почвах встречается с *Salsola dendroides* Pall., а в местах с более сильным засолением также с галофильными однолетниками *Petrosimonia brachiata* (Pall.) Bunge, *Salsola crassa* M. Bieb., *S. nitraria* Pall., *Seidlitzia florida* (M.B.) Bunge ex Boiss.

Морфогенез и особенности жизненной формы пустынных полукустарников исследовались В. Н. Голубевым (1960), Я. И. Мулкиджаняном (1965), С. А. Никитиным (1966), Р. А. Ротовым (1969), И. Г. Серебряковым (1965), Н. Т. Нечаевой, В. К. Василевской, К. Г. Антоновой (1973) и другими. В литературе нет подобных данных о *S. verrucosa*, но имеются некоторые сведения о близких видах рода *Salsola* L. из секций *Caroxylon* и *Malpighipila* — *S. dendroides* Pall. и *S. gemmascens* Pall. Так, у *S. dendroides*, произрастающего в восточном Закавказье, были изучены биология и экология всходов семян (Закарян, 1934) и корневая система (Бейдеман, 1934). Биология этого же полукустарника, особенности побегообразования и характеристика его ассоциаций в юго-западной Туркмении были приведены Е. И. Рачковской (1957). Имеются данные по экологии и жизненному циклу полукустарничка *S. gemmascens*, произрастающего в пустыне Кара-Кумы (Нечаева и др., 1973).

Нами ранее были опубликованы результаты антэкологического и палиноморфологического исследования *S. verrucosa* в условиях Армении (Акопян, Айрапетян, 2004). Целью настоящей работы является изучение большого жизненного цикла полукустарника *S. verrucosa* и особенностей его морфогенеза в связи с уровнем жизненности особей и изменчивостью форм роста.

Материал и методика

Исследование полукустарника *Salsola verrucosa* проводилось на сухих гипсоносных глинисто-щебнистых холмах в окрестностях г. Арташат и селения Зовашен, на высоте 900—1100 м над ур. м., на солончаках в окрестностях г. Эчмиадзин, 840—870 м над ур. м., и в условиях культуры — на коллекционном участке «Флоры и растительности Армении» Ереванского ботанического сада, в зоне полынной полупустыни, 1200 м над ур. м. Все местонахождения характеризуются близкими климатическими особенностями с годичной суммой осадков 300—365 мм, со средней температурой воздуха 24—26 °С летом и –5 (–8) °С зимой. Сбор материала, введение полукустарника в культуру и наблюдения над его развитием были начаты в 1991—1995 гг. и продолжены в 1998—2003 гг. В течение всего вегетационного сезона в природе периодически наблюдались 15—20, а в культуре 5—10 контрольных особей. На участке растения выращивались на куртине «гаммада», где местная почва была заменена гипсоносной глинистой, в процессе ухода применялись нечастый полив и постоянная прополка сорняков. Выращенные в таких условиях особи *S. verrucosa* по особенностям морфогенеза и средним срокам фенофаз почти не отличались от природных и легко размножались самосевом. При изучении морфологического строения растения и отдельных его органов использовался как живой, так и гербарный материал, детальные описания выполнялись с помощью бинокулярной лупы МБС-9. Для выявления особенностей морфогенеза полукустарника и отдельных типов побегов, а также закономерностей формирования дефинитивного габитуса, характерного для этого вида, проводились исследования во всех возрастных состояниях онтогенеза. Внутрипобеговая ярусная изменчивость изучалась в процессе роста на метамерах продольных осей последовательно — от основания к верхушке. Возрастные состояния особей выделялись с учетом имеющихся методических рекомендаций и схем (Смирнова и др., 1976). Определение уровня жизненности особей в их онтогенезе проводилось на основании количественных и качественных показателей роста и развития. При этом была учтена методика для определения жизненного уровня галоксерофитов из семейства маревых (Воронина и др., 1976). Фенологические наблюдения проводились по общепринятой методике. Растения во всех фазах онтогенеза зарисовывали.

В работе приводится видовое название растения *S. verrucosa* M. Bieb. (Freitag, Rilke, 1997) вместо более позднего *S. nodulosa* (Moq.) Iljin.

Результаты и обсуждение

Морфологическое описание полукустарника Salsola verrucosa

S. verrucosa — стержнекорневой, от основания ветвящийся полукустарник 20—40 (50) см выс. с мелкими суккулентными листьями. Побеги к осени частично полегающие, а у невысоких экземпляров прямостоящие. Основание главного побега до 5 см выс. Многолетние побеги 1.5 (1.8) см в диам., темно-коричневые, с отслаивающейся внизу корой. Побеги по всей поверхности (за исключением верхней $^1/_3$), и особенно в узлах, покрыты группами скученно расположенных, в количестве от 2 (4) до 20 вегетативных почек, диаметром до 1.1 мм, светло-коричневого (зеленоватого) цвета. Почки закрытого типа, защищены широкояйцевидными кроющими чешуями в количестве от 15 до 25, из которых наружные — бурые, твердые, а внутренние — пленчатые. Однолетние побеги зеленовато-серые, вначале густо

опушены простыми, прямыми или извитыми волосками, впоследствии почти голые, с опушением, сохраняющимся лишь в пазухах листьев. Листья тупые, полувальковатые, коротко-линейные или яйцевидные, в основании с горбиком (в сухом состоянии ушкообразным, примыкающим к стеблю), вначале опушены прямыми, длинными, беловатыми волосками, впоследствии стирающимися. Нижние листья большей частью опадающие, до 12 мм дл., средние и верхние от 6.0 (5.0) до 2.5 (2.0) мм дл. Прицветные листья коротколинейные, тупые, к основанию продолговато-яйцевидные с горбиком, при нижних цветках до 8.0 мм дл., при средних до 4.0 мм дл., превышающие прицветнички, а при верхних 1.8 (2.0) мм дл., почти равные прицветничкам. Прицветнички парные 1.7 мм дл. и 2.0 мм шир., широкояйцевидные, по краю с пленчатым окаймлением до 0.4 мм шир., с выраженным горбиком. Листочков околоцветника 5, из них 2 наружных до 1.5 мм дл. и 1.2 мм шир., 3 внутренних 1.1 (1.2) мм дл. и 1.0 мм шир., пленчатые с травянистым округлым (яйцевидным) пятном в центре, на верхушке тупые, бахромчато-рассеченные. Тычинок 5. Пыльники 1.3—1.6 мм дл. и 0.7 (0.8) мм шир., в бутоне узкоэллипсоидные, при цветении треугольные, состоят из 2 тек, соединенных наполовину узким связником, слегка превышающим пыльник в виде зеленого, мелкого 0.1 мм в диам., плотного придатка трапециевидной формы. При цветении пыльники полностью выдвигаются из околоцветника. Тычиночные нити белые, пленчатые, 1.5 (1.6) мм дл. и 0.2 (0.3) мм шир., узколентовидные, наверху нежестко соединены с основанием связника, внизу слегка расширяющиеся и примыкающие друг к другу, прикрепляются у основания завязи. Подпестичный диск отсутствует. Пестик 1.5—1.6 (2.0) мм дл. и 0.3 (0.5) мм шир., завязь округлая до 1.0 (1.1) мм в диам., столбик слегка уплощен, рыльца 0.4 (0.5) мм дл., розоватые, составляют $^1/_4$ длины пестика, ланцетные, покрытые длинными сосочками. При плодах листочки околоцветника конусообразно сближаются на верхушке, а по середине на них развиваются горизонтальные, светло-коричневые, пленчатые, крыловидные выросты в числе 5—3 крупных широких и 2 мелких, составляющие вместе с околоцветником 5.0 (7.0) мм в диам. Плоды до 2.0 мм в диам., с сохраняющимся столбиком, в основании куполообразные. Семена с зеленым, горизонтальным, спиралевидно закрученным зародышем. Зародышевая почка окружена зачатками первых листьев в числе 6 (2 крупных и 4 более мелких) и немногочисленными волосками.

Большой жизненный цикл полукустарника S. verrucosa

Большой жизненный цикл полукустарника *S. verrucosa* имеет продолжительность от 15 до 25 лет и слагается из следующих основных периодов и возрастных состояний: прегенеративный (проростки, ювенильное, имматурное, виргинильное состояния), генеративный (молодое, средневозрастное, позднее состояния) и сенильный. При этом продолжительность генеративного периода во много раз превышает продолжительность прегенеративного и сенильного периодов. Такой жизненный цикл определяется как полночленный с длительным генеративным периодом (Смирнова и др., 1976).

Онтогенез *S. verrucosa* характеризуется поливариантностью, которая проявляется как в изменчивости форм роста, так и в темпах прохождения особями некоторых возрастных состояний. В то же время в зависимости от условий произрастания (температура, влажность воздуха и почвы, освещение, микрорельеф, густота всходов и т. п.) развиваются растения, которые на одном и том же этапе онтогенеза наделены разной степенью жизненности. При сравнительном изучении жизненного

цикла *S. verrucosa* у особей со средним, низким и высоким уровнем жизненности, нами были выделены 3 основных типа (I, II, III) развития, отличающиеся по особенностям и темпам протекания морфогенетических процессов. Дифференциация форм роста начинается на ранних этапах онтогенеза — от проростков до молодых виргинильных растений. Поэтому при описании жизненного цикла мы особенно подробно останавливаемся на сравнительных характеристиках возрастных состояний прегенеративного периода. Отметим, что прегенеративный период у особей с высокой и средней жизненностью соответствует 1—2 годам календарного возраста растения, а у особей с низкой жизненностью — 1—5 (6) годам.

Прегенеративный период. Проростки. Плоды *S. verrucosa* расселяются посредством ветра, частично — муравьями, или опадают вблизи материнского растения. В природных условиях и при посеве осенью в ботаническом саду семена прорастают вскоре после схода снега — в конце февраля или в начале марта. Прорастание семян надземное, дружное. Сохраняющийся при плодах околоцветник с крыловидными выростами, или «перигониальное покрывало» (Бутник, 1981), не препятствует свободному прорастанию семян, так как доли его, несколько отвердевая, не срастаются друг с другом или с прицветничками и неплотно облегают семя. Перикарпий и спермодерма паренхимные, тонкие.

Некоторая часть семян осенью не опадает с полукустарника. Такие семена в комплексе с прицветным листом, парными прицветничками и видоизмененными долями околоцветника представляют собой морфологически сложные диссемину-лы, до весны сохраняющиеся на полегающих побегах и аккумулирующие влагу. Ранней весной семена набухают и прорастают, будучи еще на материнском растении. При этом хлорофиллоносный, улиткообразно свернутый в семени зародыш раскручивается, дифференцируясь на семядоли, гипокотиль и корешок. Далее крошечные проростки *S. verrucosa* опадают или смываются с побегов дождем (талыми водами) и, затягиваясь во влажную, глинистую почву, укореняются близ взрослого растения и начинают свое самостоятельное развитие.

Для сравнения отметим, что о появлении у маревых проростков весной на старом стебле растения, частично погруженного в воду, упоминалось в литературе (Келлер, 1951) на примере однолетника *Salicornia europaea* L. Подобное же явление прорастания прошлогодних семян на сухих растениях *S. europaea*, сохранившихся вокруг небольших блюдцеобразных понижений с выходом грунтовых вод, мы наблюдали весной на пухлых солончаках Араратской равнины Армении. По мере опускания уровня воды проростки солероса затягивались в почву и укоренялись.

Во второй декаде марта проросток *S. verrucosa* в возрасте 15 (20) дней имеет ассимилирующие темно-зеленые сверху, бордово-красные по краям и снизу, голые, ланцетной формы семядоли до 5.0 мм дл., слегка уплощенный гипокотиль 10 (13) мм дл. и 6, на $^1/_3$ погруженных в трубку гипокотиля, суккулентных, густоопушенных, зеленых листьев (рис. 1, *1*). Верхушечная почка окружена 8 зачатками листьев 50 (70) мкм дл. и белыми, простыми волосками до 0.6 (0.8) мм дл. Надземная часть проростка имеет высоту 1.5 (2.0) см, а корень углубляется в почву до 5 (8) см.

Ювенильное возрастное состояние. В конце марта—начале апреля количество листьев на растении увеличивается до 14 (16), эпикотиль и последующие междоузлия первичного побега не развиты, семядоли достигают максимальной длины 9.0 (10) мм, после чего отмечается их постепенное высыхание. Ювенильные растения имеют розеточную форму (рис. 1, *2*, *3*) и до конца второй декады апреля пребывают в состоянии подавленной активности верхушечной почки. В это же время на-

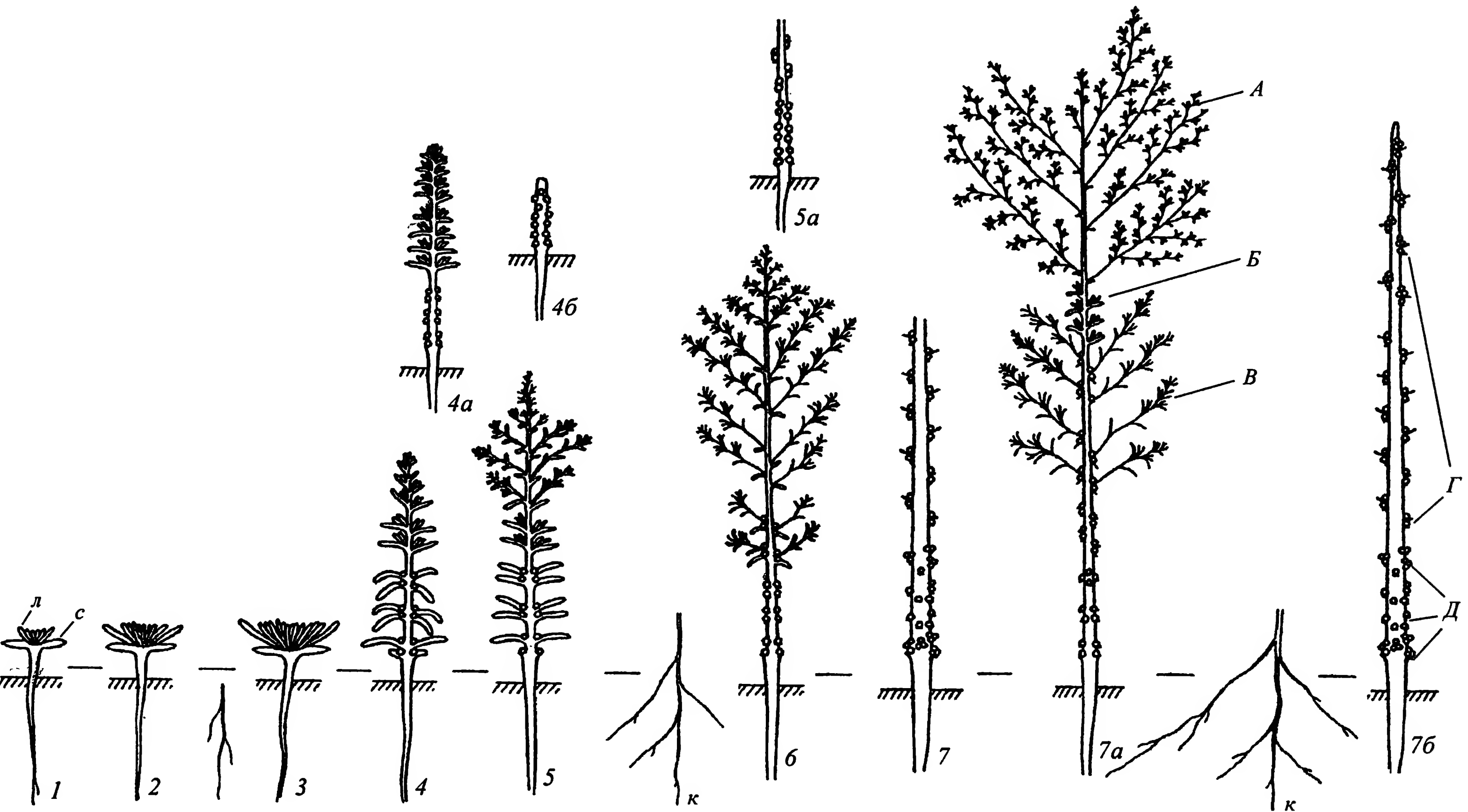
чинается развитие боковых пазушных почек. В пазухах семядолей и в пазухах первых 10 листьев закладывается общим числом 12 почек, которые впоследствии функционируют как почки возобновления, а в пазухах же 11-го и всех последующих листьев развиваются почки, дающие боковые побеги этого года. Ювенильные растения очень чувствительны к изменениям влажности воздуха и почвы. Обильные весенние осадки благоприятствуют их выживанию и нормальному протеканию ранних стадий онтогенеза. Под влиянием же засухи и сильной инсоляции у молодых растений наблюдается активирование деятельности верхушечной почки первичного побега и редукция базальных боковых почек. Такие особи, минуя розеточную стадию, трогаются в рост и рано переходят в имматурное состояние, что ведет к понижению уровня их жизненности. Средняя продолжительность ювенильного состояния у *S. verrucosa* около 1 месяца.

Имматурное возрастное состояние. В третьей декаде апреля растения вступают в переходное состояние — от ювенильных к взрослым. Это возрастное состояние характеризуется началом удлинения междоузлий и моноподиальным нарастанием первичного побега. Эпикотиль имеет незначительную длину (1.0—1.5 мм) или не развивается, так что семядоли и первые 2 листа расположены почти мутовчато, как и следующие 4 листа (рис. 1, *4*). 2-е междоузлие достигает 7.0 (8.5) мм, а 3-е и последующие до 10 мм дл. Начиная с 7-го узла, расположение листьев по первичному побегу приобретает почти очередной характер, а еще выше — очередной, причем 1 длинное междоузлие чередуется с 4 более короткими. Далее, в средней и верхней частях растения, длина междоузлий постепенно выравнивается. Продолжительность имматурного возрастного состояния до 2 недель.

Виргинильное возрастное состояние. В конце апреля—начале мая растения переходят в виргинильное возрастное состояние. Наряду с моноподиальным ростом главного побега у молодых виргинильных растений начинается процесс ветвления. Первый боковой побег представлен 2 (4) листьями на укороченных междоузлиях, развивается в пазухе 11-го листа главного побега; боковые побеги, относящиеся к последующим 8 (10) метамерам, достигают от 1 до 3 см длины (рис. 1, *5*). К середине мая растение имеет высоту 15 (17) см, корень углубляется на 25 (30) см, на глубине 7 (8) см развиваются боковые корни.

С наступлением лета, которое в местных условиях сопровождается значительным повышением температуры воздуха и развитием водного дефицита, у *S. verrucosa* наблюдается высыхание и опадение нижних листьев, а впоследствии и нижних 4 (6) боковых побегов (рис. 1, *6*). Сохранившиеся на растении 7 (8) боковых побегов удлиняются до 8 (10) см и к середине (концу) июня имеют ответвления 3-го порядка. В течение лета продолжается образование вегетативных почек. На одревесневающем основании растения (с 1-го по 4-й метамер), а также выше с 13-го по 16-й метамер появляются новые придаточные почки, число которых к осени возрастает до 30—32. Впоследствии большинство этих почек остается в состоянии спящих, а из некоторых будущей весной развиваются удлиненные побеги возобновления, формирующие основную структуру полукустарника. В средней части главного побега образуются обычные зимующие почки (по 2 в каждом узле), их которых развиваются боковые побеги, более короткие, чем побеги возобновления.

Осенью моноподиальный прирост у виргинильных растений значительно ослабляется, и к концу вегетации первого года верхушечная почка и верхняя $^1/_3$ или $^1/_4$ главного побега, а также все боковые побеги 2-го и 3-го порядков отмирают. Перезимовывает одревесневший главный побег 12 (18) см выс., представленный метамерами нижнего и, частью, среднего ярусов, с многочисленными спящими почками (рис. 1, *7*). Осеннего пробуждения почек и отрастания побегов в это время го-


л
с
1
2
3
4
4а
4б
5
5а
к
6
7
А
Б
В
7а
к
Г
Д
7б

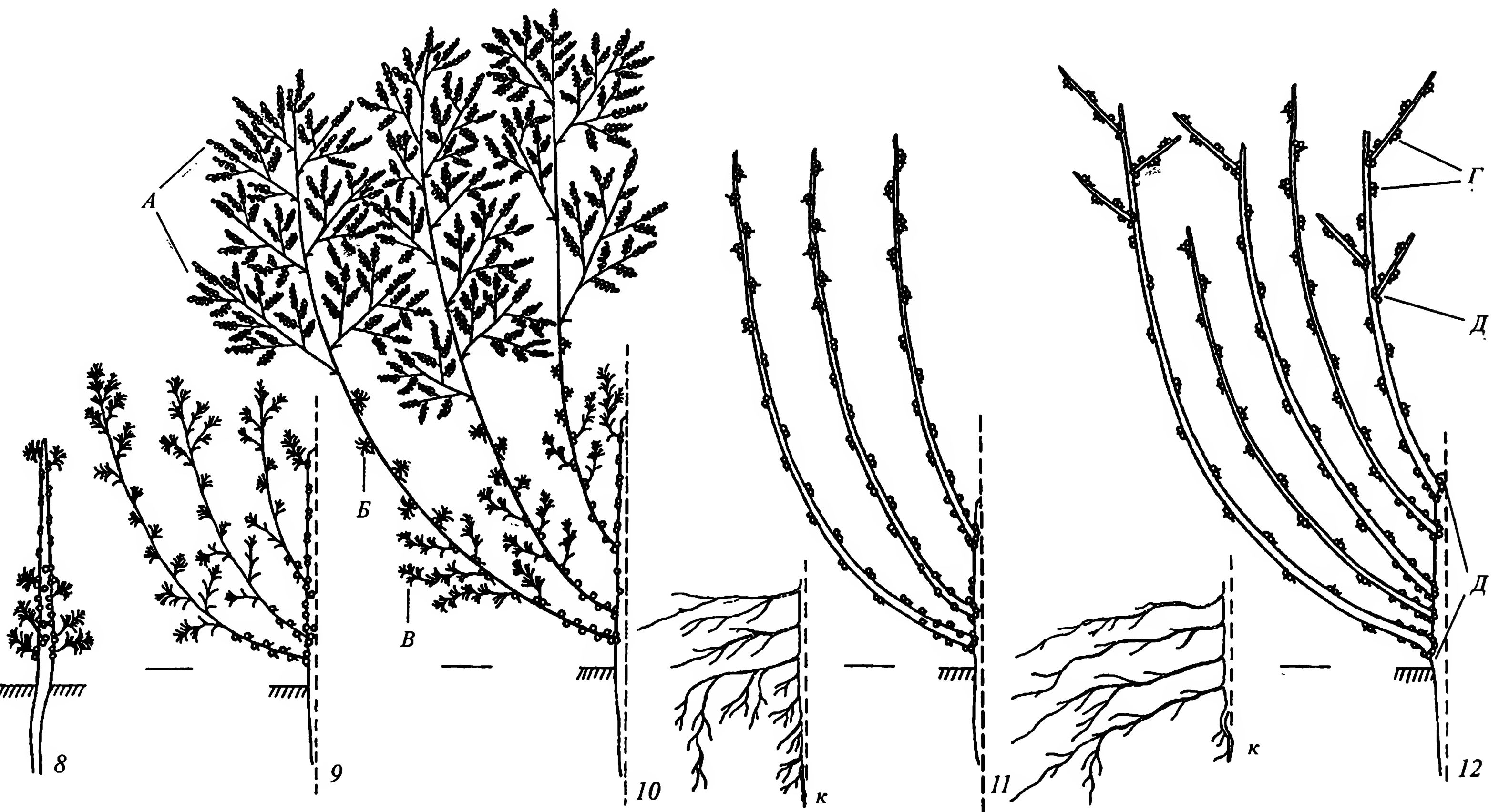


Рис. 1. Схема морфогенеза полукустарника *Salsola verrucosa* M. Bieb.

1—7, 7a, 7b — 1-й год развития: *1, 2, 3* — март; *4, 5* — апрель, май; *6, 7a* — лето; *7, 7b* — осень. *с* — семядоля, *л* — листья, *к* — корни. *А* — акротонные, микрофильные долихобласты, *Б* — макрофильные брахибласты, *В* — макрофильные долихобласты, *Г* — зимующие однолетние почки, *Д* — спящие почки. *8—11* — 2-й год развития: *8* — март; *9* — апрель, май; *10* — лето; *11* — осень; *12* — осень 3-го года развития.

да не наблюдается. Отметим также, что способность к порослеобразованию у молодых виргинильных растений выражена слабо, и нередко после механического повреждения главного побега спящие почки в его основании также погибают и из них не развивается весенняя поросль.

1-й год развития у *S. verrucosa* завершается в виргинильном возрастном состоянии. Продолжительность виргинильного состояния у растений 2-го года до 4 мес., после чего растения переходят в генеративный период онтогенеза.

Изложенный выше основной тип развития (I) наблюдается у особей со средним уровнем жизненности и является преобладающим как в природных популяциях, так и при выращивании полукустарника в культуре.

2-й тип (II) развития характерен для растений с низкой жизненностью, у которых в начале виргинильной или в имматурной стадиях большого жизненного цикла происходят отклонения от основной схемы морфогенеза полукустарника.

Они выражаются в раннем угасании деятельности верхушечной точки роста, в значительной редукции зимующей надземной части побегов как у растений 1-го года, так и у дефинитивных, а также в удлинении прегенеративного периода до 5 (6) лет. При подобном типе развития у ранних виргинильных растений 1-го года, достигающих 5 (7) см выс., деятельность верхушечной почки прекращается раньше, чем успевают образоваться боковые побеги в средней и верхней частях главного побега. Осенью сохраняется и перезимовывает базальная часть главного побега (рис. 1, *5а*), представленная 10 (12) метамерами, с 8 (10) обычными зимующими почками, дающими весной боковые побеги, и с 12 (14) спящими почками, из которых развиваются побеги возобновления. У наиболее угнетенных экземпляров развитие в 1-й год останавливается на более ранней, имматурной стадии онтогенеза, и редукционные процессы охватывают почти всю зимующую надземную часть. При этом сохраняется основание главного побега лишь с первыми 4 (5) метамерами и с несколькими спящими почками (рис. 1, *4а*, *б*), которые следующей весной дают новые побеги, отходящие от поверхности земли.

Взрослые растения, развившиеся по типу II, приобретают облик мелкого полукустарничка или иногда каудекс-образующего полукустарничка. Следовательно, у *S. verrucosa*, наряду с основной жизненной формой — полукустарник, наблюдаются и вышеуказанные формы роста. Отмеченная тенденция находит свое выражение у других видов рода *Salsola* L. из секции *Caroxylon*. Так, произрастающие в Южном Закавказье виды солянок из этой секции представлены следующими жизненными формами: полукустарники или полукустарнички (*S. ericoides* Bieb., *S. camphorosma* Iljin), каудекс-образующий полукустарник (*S. dendroides* Pall.), однолетник (*S. nitraria* Pall.).

Отмечается и обратный процесс перехода от каудекс-образующей формы роста к полукустарничку, как например у *S. dendroides*, у которой на высоте до 8 см над поверхностью каудекса, на сохраняющихся зимующих основаниях побегов развиваются почки возобновления (Рачковская, 1957). Таким образом, переход из одной близкой жизненной формы в другую наблюдается у полудревесных солянок как внутри секции *Caroxylon*, так и у отдельных видов этой секции в пределах их популяций. В популяциях *S. verrucosa* в зависимости от условий произрастания онтогенетических изменения формы роста проявляются у 25—30 % от общего количества особей.

Рассмотрим 3-й тип (III) развития *S. verrucosa*, наблюдающийся у растений с высокой жизненностью. В отличие от основного (I) типа развития для него характерны следующие особенности: пролонгация деятельности апекса главного побега, развитие метамеров с разнокачественными боковыми побегами, изменение формы

и уменьшение размеров листьев на метамерах верхнего яруса с усилением их ксероморфности, появление к концу 1-го года онтогенеза растений с признаками габитуса, свойственного для вида в его дефинитивном состоянии. При развитии по типу III после образования удлиненных боковых побегов 2-го порядка с длинными листьями рост главного побега продолжается и на метамерах среднего яруса появляются 6 (8) силлептических укороченных побегов до 2 см дл. Завершается развитие главного побега образованием густо разветвленной верхушки с боковыми побегами 2-го и 3-го порядков, несущими мелкие суккулентные листья яйцевидной формы. При этом 1 из интенсивно развитых боковых побегов у верхушки главной оси, перерастая, замещает ее. Таким образом, у особей *S. verrucosa* с высокой жизненностью система боковых побегов представлена макрофильными долихобластами, макрофильными брахибластами и микрофильными долихобластами с акротонным ветвлением (рис. 1, *7а*). Из последних формируется основная зеленая масса взрослого полукустарника. На протяжении всего жизненного цикла *S. verrucosa* каждый новый побег возобновления повторяет полную схему развития и структуру главного побега первой вегетации по типу морфогенеза III. При этом сохраняется то же соотношение и последовательность разнокачественных побегов и почек (спящих и активных), как и на главном побеге (рис. 1, *7б*).

2-й год прегенеративного периода *S. verrucosa* характеризуется переходом от моноподиального к симподиальному базитонному ветвлению.

Деятельность верхушечной почки прекращается, бóльшая часть главного побега, кроме его основания, отмирает. Мощное развитие при этом получают побеги возобновления, развивающиеся от основания главного побега (рис. 1, *8—10*) и формирующие структуру полукустарника. У особей с высокой (тип III) и средней (тип I) жизненностью к концу прегенеративного периода развивается 4 (8) скелетных осей 2-го порядка с побегами 3-го и 4-го (5-го) порядков ветвления.

Генеративный период. Переход в генеративный период развития у *S. verrucosa* зависит от уровня жизненного состояния особей, календарного возраста, а также от порядка ветвления побегов, которые выполняют функцию цветоносных. В 1-й год на крупных экземплярах *S. verrucosa* иногда появляются единичные цветки, однако обильное цветение начинается на 2-й год. Цветут особи со средним и высоким уровнем жизненности (I и III типы морфогенеза), с развитыми побегами 4-го и последующих порядков ветвления. Ранние одиночные бутоны развиваются на побегах 4-го порядка, а на коротких ответвлениях 5-го (6-го) порядков, сближенно по спирали располагается основная масса бутонов.

Генеративные побеги у *S. verrucosa* неспециализированные и формируются, как продолжение вегетативных — акротонных микрофильных долихобластов. Цветки собраны в метельчатые соцветия, снабженные многочисленными мелкими суккулентными листьями, прицветниками и прицветничками. Такое обилие микрофильных ассимилирующих органов в соцветиях солянок имеет приспособительное значение как для обеспечения питания цветков и плодов (Нечаева и др., 1973), так и для дополнительной защиты в крайних гелио- и ксеротермических условиях произрастания.

Угнетенные экземпляры *S. verrucosa* (тип морфогенеза II), у которых боковые побеги разветвляются до 2-го или 3-го порядка, переходят в генеративное состояние через 5 (6) лет. У них, наряду с редукцией вегетативной сферы, уменьшаются размеры соцветия и изменяется форма — от метельчатой (в норме) до узкометельчатой или колосовидной.

Малый жизненный цикл *S. verrucosa* удлиненный (8—8.5 мес.), с весенне-летне-осенним феноритмом: с конца февраля—начала марта по начало ноября. Сезонные сроки бутонизации и цветения у *S. verrucosa* распределяются следующим об-

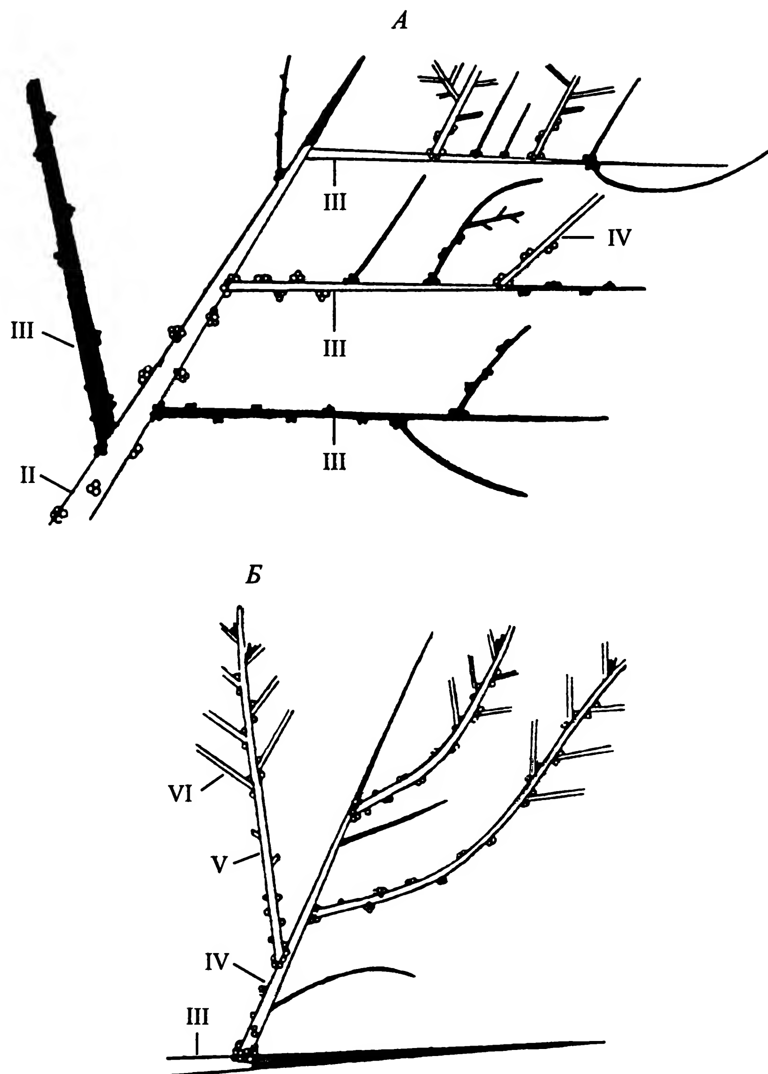


Рис. 2. Схема ветвления осевого побега II порядка (*А*) и побега III порядка (*Б*) полукустарника *Salsola verrucosa* на 5(7) году развития (июль—август). Соотношение процессов роста и отмирания. Светлым обозначены растущие побеги, черным — отмершие побеги и почки роста. I—VI — порядок побегов.

разом: бутонизация длится с середины (конца) мая до конца августа, цветение — с конца июня до середины сентября, массовое цветение наблюдается с июля по август. Порядок распускания бутонов в соцветиях акропетальный. Цветки строго протогиничные. Продолжительность жизни отдельного цветка 120 (124) ч, из которых 73 (74) ч составляет рыльцевая фаза, а 50 (52) ч — тычиночная. Суточный максимум цветения отмечается в послеполуденное время суток от 13.00 до 14.30 ч. Опыление перекрестное, посредством ветра (Акопян, Айрапетян, 2004). Параллельно с цветением к концу августа начинается процесс плодоношения, продолжающийся до конца октября—начала ноября. Плодоношение обильное, семенная продуктивность обычно высокая, но понижается в годы с засушливым летом. Размножается *S. verrucosa* только семенами.



Рис. 3. Почкообразные галлы на *Salsola verrucosa.*

После завершения плодоношения, к концу ноября 2-го года жизни, генеративные части побегов отмирают (рис. 1, *11*). Процесс отмирания (рис. 2) распространяется примерно на $^1/_3$ длины побега, до первой жизнеспособной зимующей почки. Весной близ живой верхушки развиваются более короткие побеги последующих порядков ветвления, которые располагаются одиночно или пучками.

Подобное ежегодное отмирание части годичных побегов с сохранением их древеснеющих оснований при незначительной высоте растений является ведущим признаком для жизненной формы ксероморфный полукустарник (Рачковская, 1957; Голубев, 1960; Серебряков, 1965; Мазуренко, Хохряков, 1977; Бутник и др., 1991). На 3-й год развития *S. verrucosa* зимующие почки закладываются не только на основных скелетных осях, но и в основаниях ответвлений 3-го порядка (рис. 1, *12*), а у средневозрастных генеративных растений также на побегах 4-го и 5-го порядков. Продолжительность жизни отдельной оси полукустарника составляет 3—4 года. Полностью отмирающие многолетние оси ежегодно замещаются побегами, отрастающими от основания полукустарника из почек возобновления. Особенности ветвления основной (*А*) и боковой (*Б*) осей полукустарника, а также соотношение живых растущих побегов и отмерших точек роста показаны на схеме (рис. 2). При переходе в позднее генеративное состояние, наряду с укорачиванием основных осей полукустарника, наблюдается сокращение числа жизнеспособных почек возобновления, снижение генеративной функции и продуктивности семян.

Продолжительность генеративного периода в целом составляет от 10 до 20 лет.

С е н и л ь н ы й п е р и о д. Позднее генеративное состояние плавно переходит в сенильное. Продолжается сокращение зеленой массы растения, укорачивание и отмирание основных осей особенно в центре полукустарника. Затухает процесс цветения, иногда появляются единичные соцветия или цветки. Несмотря на то что у сенильных особей происходит партикуляция стебля, образования придаточных корней и вегетативного разрастания не происходит. Сенильный период продолжается от 2 до 5 лет.

Как в природе, так и в культуре *S. verrucosa* поражается ржавчинными грибами *Uromyces salsolae* Reichardt.

Повреждается *S. verrucosa* также галлицами (сем. Cecidomyidae), для которых служит растением-хозяином. В результате инвазированные вегетативные почки,

нередко верхушечные, и бутоны гипертрофируются, образуя почкообразные галлы (рис. 3) с 6—8 камерами. С точки зрения морфогенеза такие галлы (зооцецидии) характеризуются как высокоорганизованные образования со специфической постоянной формой (Синнот, 1963). Элементы, из которых состоят почкообразные галлы *S. verrucosa*, повторяют по своей форме листья, прицветники, прицветнички или листочки околоцветника. Поражение галлицами верхушечных точек роста приводит к остановке моноподиального нарастания и к развитию боковых побегов, которые нередко расположены пучками. Такой аномальный переход от моноподиального ветвления к симподиальному, вызываемый зоофакторами, повторяет закономерности ветвления полукустарника *S. verrucosa* при нормальном морфогенезе, часто наблюдается в природе и является характерной особенностью для этого вида.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Акопян Ж. Ф., Айрапетян А. М. Антэкологическое и палиноморфологическое исследование видов секции *Caroxylon* (Thunb.) Fenzl рода *Salsola* L. (*Chenopodiaceae*) флоры Армении // Фл., растит., раст., рес. Армении. 2004. Вып. 15. С. 60—66.

Бейдеман И. Н. Краткий обзор корневых систем полупустынных растений // Тр. Азерб. отд. Закавк. фил. АН СССР. 1934. Вып. 5. С. 3—49.

Бутник А. А. Карпологическая характеристика представителей сем. *Chenopodiaceae* // Бот. журн. 1981. Т. 66. № 10. С. 1433—1442.

Бутник А. А., Нигманова Р. Н., Пайзиева С. А., Саидов Д. К. Экологическая анатомия пустынных растений Средней Азии. Ташкент, 1991. Т. 1. 148 с.

Воронцова Л. И., Гатцук Л. Е., Ермакова И. М. Жизненность особей в ценопопуляциях // Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М., 1976. С. 44—61.

Голубев В. Н. О месте полукустарников в ряду эволюции жизненных форм от деревьев к травам // Бюл. ГБС. 1960. Вып. 36. С. 71—77.

Закарян С. Р. Борьба за жизнь между всходами солянок // Тр. Азерб. отд. Закавк. фил. АН СССР. 1934. Вып. 5. С. 89—102.

Келлер Б. А. Избранные сочинения. М., 1951. 496 с.

Мазуренко М. Т., Хохряков А. П. Структура и морфогенез кустарников. М., 1977. 160 с.

Мулкиджанян Я. И. К классификации жизненной формы полукустарников // Проблемы современной ботаники. М.; Л., 1965. Т. 2. С. 88—90.

Нечаева Н. Т., Василевская В. К., Антонова К. Г. Жизненные формы растений пустыни Каракумы. М., 1973. 243 с.

Никитин С. А. Древесно-кустарниковая растительность СССР. М., 1966. 254 с.

Рачковская Е. И. К биологии пустынных полукустарников // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. 1957. Вып. 11. С. 5—87.

Ротов А. М. Биолого-морфологические особенности многолетних пустынных растений (в природе и в опыте интродукции). М., 1969. 101 с.

Серебряков И. Г. К изучению жизненных форм растений пустынной и тундровой зон СССР // Проблемы современной ботаники. М.; Л., 1965. Т. 2. С. 17—22.

Синнот Э. Морфогенез растений. М., 1963. 603 с.

Смирнова О. В., Заугольнова Н. А., Торопова Н. А., Фаликов Л. Д. Морфологическое разнообразие особей в пределах ценопопуляций // Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М., 1976. С. 13—17.

Freitag H., Rilke S., Salsola L. // Flora Iranica. Craz., 1997. N 172. P. 154—255.

SUMMARY

The big life cycle of *Salsola verrucosa*, consisting of 3 periods and 8 age conditions has been studied. The peculiarities of the semishrub morphogenesis and shoot tier variability were revealed. In relation with an individual's life level and variability of life forms, 3 main types of development were distinguished. Some biomorphological peculiarities of the seed germination, florescence and fructification are given.

© И. В. Татаренко,[1] Е. Н. Кучер,[2] Л. Л. Попкова,[2] П. В. Куликов[3]

БИОМОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ *DACTYLORHIZA IBERICA* (*ORCHIDACEAE*)

I. V. TATARENKO, E. N. KUCHER, L. L. POPKOVA, P. V. KULIKOV. BIOLOGICAL AND MORPHOLOGICAL FEATURES OF *DACTYLORHIZA IBERICA* (*ORCHIDACEAE*)

[1] Московский педагогический государственный университет
129278 Москва, ул. Кибальчича, 6, корп. 5
[2] Таврический экологический университет
95013 Симферополь, ул. Севастопольская, 76
Тел. 44-29-16
[3] Ботанический сад УрО РАН
620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202
Поступила 25.10.2005

Dactylorhiza iberica значительно отличается от других видов рода по строению и характеру морфогенеза подземных органов. Растение образует побеги двух типов: ортотропные и плагиотропные. Продолжительность жизни побегов первого типа составляет около 3 лет, включая 2-летний период формирования тубероида. У побегов второго типа видимый рост длится 1.5 года, а затем из апикальной части столона формируется стеблекорневой тубероид. Побеги обоих типов интенсивно ветвятся с образованием 2—3 боковых побегов, представленных как столонами, так и стеблекорневыми тубероидами. Вегетативное размножение приводит к образованию популяций, в возрастном спектре которых доминируют имматурные и взрослые вегетативные раметы, при этом особи семенного происхождения — единичны. В корнях активно развивается микориза.
Ключевые слова: *Dactylorhiza iberica*, морфология вегетативных органов, онтогенез, микориза, популяции, Крым.

Пальчатокоренник грузинский (*Dactylorhiza iberica* (Bieb. ex Willd.) Soó) — восточносредиземноморский вид, произрастающий на Балканском п-ове (в Греции и Болгарии) и в Юго-Западной Азии (Турция, Сирия, Ливан, Палестина, северный Ирак, северный и западный Иран), а также в Крыму и Закавказье (Невский, 1935; Аверьянов, 1990, 1994). Вид весьма обособлен от остальных представителей рода как по строению генеративных органов, так и по наличию подземных плагиотропных побегов, вследствие чего был выделен в отдельную монотипную секцию *Iberanthus* (Schlechter) Smoljan. (Невский, 1935; Аверьянов, 1990). В Крыму *D. iberica* приурочен к горно-лесному поясу, в пределах которого произрастает на сильно увлажненных лугах, по берегам ключей, ручьев и речек (Собко, 1989; Попкова, 2001).

D. iberica — достаточно редкий вид, внесенный в Красную книгу Украины (Червона..., 1980). Особенности его морфологии и биологии изучены слабо. Целью нашего исследования было описание структуры и морфогенеза побегов, онтогенеза растений в целом, особенностей формирования микоризы, а также структуры популяций вида.

Материал и методика

Материал для исследования был собран в Горном Крыму в 2003—2004 гг. Для изучения сезонного развития и морфогенеза была проведена фиксация растений в 70%-м этаноле в разные периоды вегетационного сезона — с начала мая до начала сентября. Морфологические и популяционные исследования проведены по соответствующим стандартным методикам. Интенсивность микоризной инфекции определена по методу И. А. Селиванова (1981) с некоторыми модификациями (Tatarenko, 2002).

Dactylorhiza iberica, как все представители трибы *Orchideae*, в качестве запасающего и зимующего органа возобновления имеет тубероид, строение которого отличается от тубероида у других представителей рода *Dactylorhiza*. Тубероид в базальной части утолщен незначительно, вытянут в длину до 10—12 см и имеет веретеновидную форму (рис. 1), сходную с формой запасающих корней у многих видов рода *Platanthera*. Редко он имеет 2 тонких окончания, берущих начало в его дистальной части, что также было отмечено, например у *P. bifolia*. Пальчатораздельная форма тубероида, для ко-

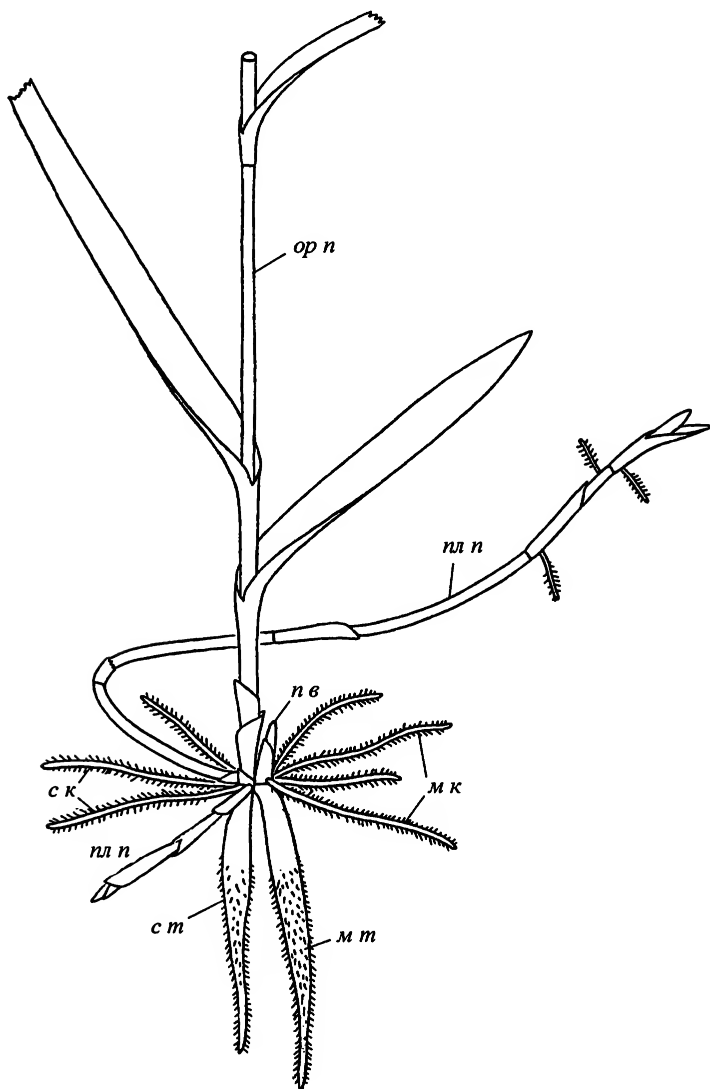


Рис. 1. Генеративное растение *Dactylorhyza iberica* (верхушка цветоноса удалена).
м к — молодые корни, *м т* — молодой тубероид, *ор п* — ортотропный побег, *пл п* — плагиотропный побег, *п в* — почка возобновления на тубероиде, *с к* — старые корни, *с т* — старый тубероид.

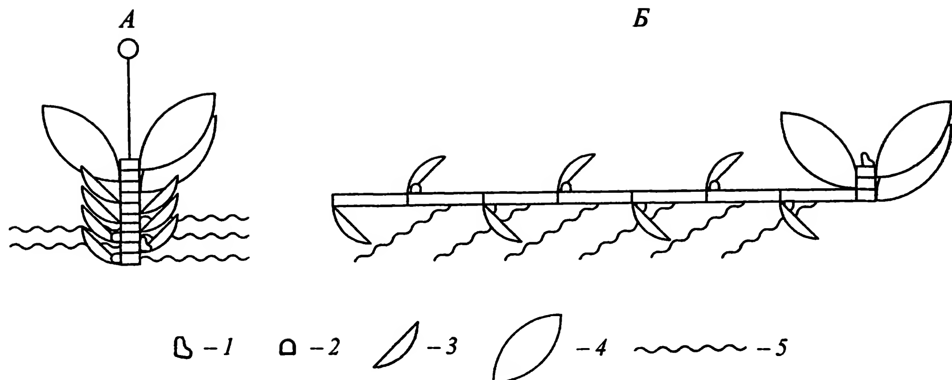


Рис. 2. Схематическое изображение структуры ортотропного (*А*) и плагиотропного (*Б*) побегов *Dactylorhyza iberica*.

1 — стеблекорневой тубероид, *2* — наружная почка, *3* — влагалищный лист, *4* — зеленый лист, *5* — придаточный корень.

торой характерно разделение его на тонкие окончания уже в базальной части, у *D. iberica* не встречается. Тубероид имеет полистеличную структуру, но в отличие от других видов рода число сосудистых пучков невелико (4 шт.).

Отличительной особенностью *D. iberica* является способность к образованию подземных плагиотропных побегов (рис. 1) наряду с обычными ортотропными побегами возобновления. Схематичные изображения структуры побегов обоих типов представлены на рис. 2. В обоих вариантах базальная часть побега несет 6—8 низовых влагалищных листьев, длина которых возрастает от 0.7 до 4.2 см. Длина междоузлий плагиотропных побегов составляет 3—7 см, тогда как у ортотропных — 1—3 мм (рис. 2). На этих междоузлиях образуется 1—2 тонких придаточных корня.

У плагиотропного побега в пазухах 6 низовых влагалищных листьев в 2 ряда располагаются почки. Все они развиты в одинаковой степени (рис. 2, *Б*) и состоят из 1—3 колпачковидных листьев и апекса. Почки остаются в покоящемся состоянии до начала образования тубероида из апикальной части столона, после чего они могут прорасти с образованием плагиотропных побегов следующего порядка ветвления. Реже почки образуют тубероиды. Наиболее часто развиваются пазушные почки, расположенные ближе к дистальному концу плагиотропного побега.

В базальной части ортотропного побега развиваются только 2, реже 3 пазушные почки (рис. 2, *А*), образующие боковые побеги в виде тубероида и 1—2 столонов.

На побегах обоих типов образуются по 2—3 зеленых листа; части побегов, несущие эти листья, имеют короткие междоузлия (0.1—0.3 см). Длинные (5—8 см) замкнутые влагалища зеленых листьев защищают апикальную меристему. Морфогенез плагитропного побега завершается формированием апикального тубероида (рис. 2, *Б*; 3, *Г*), а ортотропного — образованием цветоноса (рис. 2, *А*) или отмиранием апекса.

Ортотропные побеги *D. iberica* выполняют функцию ежегодного возобновления особей, поэтому их можно также называть побегами возобновления. Плагиотропные побеги могут быть классифицированы как столоны (Жмылев и др., 2002). Они обеспечивают функцию вегетативного размножения, а также вегетативную подвижность особей. Столоны образуют практически все особи в популяции, включая имматурные. Длина столонов достигает 10—20 см у взрослых растений и может служить мерой вегетативной подвижности особей, так как дочерний побег образуется на самой верхушке столона.

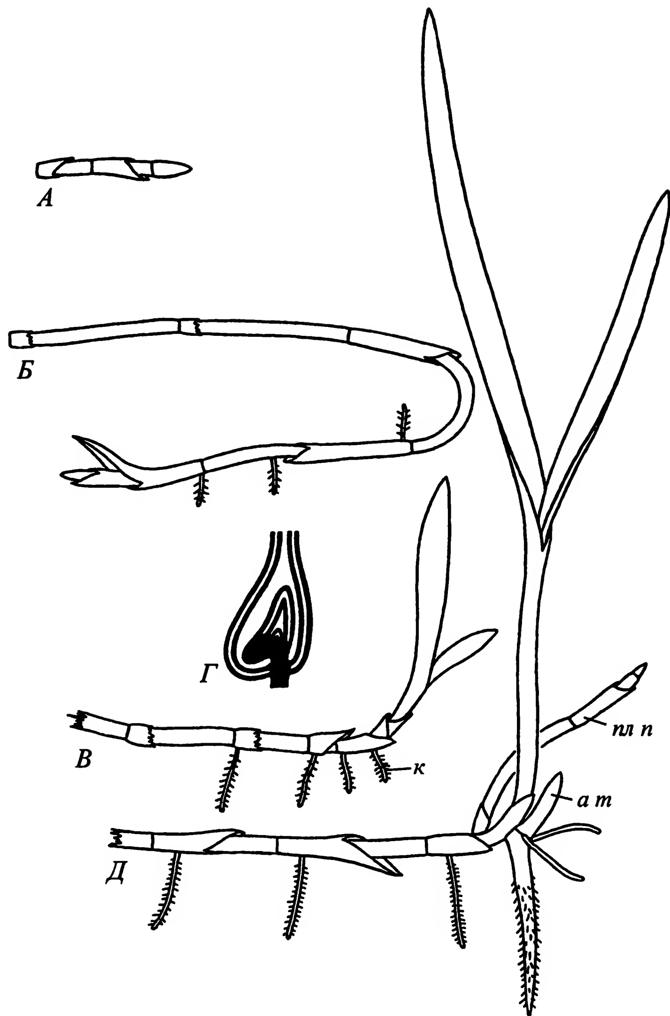


Рис. 3. Различные стадии морфогенеза плагиотропного побега *Dactylorhyza iberica.*

А — июнь 1-го года развития, *Б* — сентябрь 1-го года, *В* — апрель 2-го года, *Г* — схема строения верхушки столона (апикальный тубероид), май 2-го года, *Д* — сентябрь 2-го года. *а т* — апикальный тубероид, *к* — корень. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

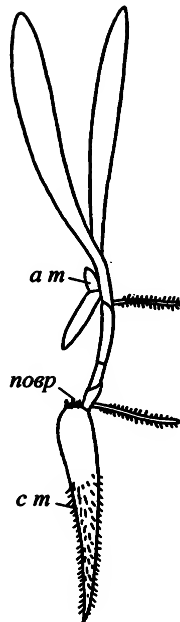
Вегетативное размножение у растений данного вида может происходить и путем образования двух дочерних тубероидов, развивающихся непосредственно из пазушных почек материнского побега. Поскольку побеговая часть тубероида у *D. iberica* очень короткая, дочерние особи оказываются расположенными близко друг к другу и образуют компактный клон. Этот тип вегетативного размножения встречается у данного вида довольно редко.

Морфогенез и сезонный ритм развития побегов

Развитие ортотропных побегов. Внучатая почка возобновления закладывается в марте. У наиболее крупных особей к началу мая она состоит из 1—2 листовых примордиев и апекса. Емкость почки постепенно увеличивается. К осени почка

Рис. 4. Боковой ортотропный побег на поврежденном растении *Dactylorhyza iberica*.

повр — остаток базальной части обломанного побега, *с т* — старый тубероид. Остальные обозначения те же, что на рис. 3.



имеет 4, а следующей весной — 7 листовых зачатков. Тубероид на этой стадии имеет длину около 2 мм. Он быстро растет и уже к концу июня—началу июля достигает окончательного размера. В июле в почке закладывается соцветие, цветки которого полностью сформируются через 10—11 мес. В течение лета у побега возобновления, представленного сформированным тубероидом, появляется собственная корневая система. Клубень и придаточные корни служат запасающими органами и накапливают крахмал. Осенью материнский побег отмирает, а тубероид находится в покоящемся состоянии. По наблюдениям В. Н. Голубева (1996), надземный побег отрастает зимой. В Крыму цветение вида происходит с середины июня до середины или конца июля.

Внутрипочечное развитие *D. iberica* длится 2 года, а общая продолжительность жизни побега возобновления составляет 3 года. По этим показателям *D. iberica* отличается от других изученных видов рода *Dactylorhiza*, у которых продолжительность внутрипочечного развития на 1 год больше (Блинова, 1995; Баталов, 1998; Tatarenko, Kondo, 2003).

Развитие плагиотропных побегов. Вторая внучатая почка закладывается также в марте, но в отличие от внучатой почки возобновления она остается в виде слабо дифференцированного меристематического бугорка в течение года. Апикальная часть столона начинает активно функционировать лишь весной следующего года. Рост столона начинается в апреле и происходит в течение всего сезона вегетации. Междоузлия столона удлиняются сразу же по мере их образования, таким образом, плагиотропный побег непрерывно растет в длину. Длина столона во время цветения материнского побега составляет 2.5—3 см (рис. 3, *А*), а к осени достигает 15—20 см (рис. 3, *Б*). Осенью верхушка столона представляет собой почку, включающую 5—6 укороченных междоузлий с влагалищными и зачаточными зелеными листьями, защищающими недифференцированный апекс побега. Столоны зимуют в почве целиком, не имея специализированных запасающих органов, только придаточные корни. Следующей весной зеленые листья уже сформированы, а апекс начинает формирование тубероида (рис. 3, *В*, *Г*), которое продолжается до августа. К сентябрю тубероид полностью сформирован, а из верхних пазушных почек столона нередко развиваются еще 1—3 новых столона второго порядка (рис. 3, *Д*). Материнский столон отмирает осенью. Общая продолжительность жизни плагиотропного побега составляет около 2.5 лет, считая 1 год его существования в виде слабо дифференцированного апекса. Реальная продолжительность развития столона составляет 1.5 года.

В случае повреждения апекса ортотропного побега материнского растения в начале вегетационного сезона из сохранившейся пазушной почки может образоваться боковой ортотропный побег, несущий зеленые листья и апикальный тубероид (рис. 4). Подобное формирование «замещающих» боковых побегов в случаях повреждения главного побега мы наблюдали также у *Habenaria radiata* Spreng. (Tatarenko, Kondo, 2002), *Dactylorhiza fuchsii* (Druce) Soó (Татаренко, Варывдина, в печати), *Epipactis thunbergii* A. Gray (Tatarenko, in press). Столоны *D. iberica* гомологич-

ны боковым побегам, развивающимся у поврежденных растений без стадии внутрипочечного развития.

Признаком низкой жизненности побегов у орхидных трибы *Orchideae* является формирование ими апикальных тубероидов. Это явление довольно широко распространено у ювенильных растений, запасы питательных веществ у которых невелики. Мы наблюдали побеги с апикальными тубероидами у проростков *Leucorchis albida* (L.) E. Mey. (Татаренко, Баталов, 1999), *Platanthera ophrydioides* Fr. Schmidt (Tatarenko, in press), *Anacamptis pyramidalis* (L.) Rich., *Comperia comperana* (Stev.) Aschers. et Graebn. (Татаренко, неопубликованные данные), *Dactylorhiza iberica.* Боковые побеги у поврежденных растений *Habenaria radiata* также имели апикальные тубероиды (Tatarenko, Kondo, 2002). Таким образом, возникновение у *D. iberica* уникальной способности к образованию столонов с апикальными тубероидами, по-видимому, объясняется необходимостью быстрого вегетативного размножения при небольших энергетических затратах. Формирование побегов с апикальными тубероидами, встречающееся у других видов трибы в связи с невысокой жизненностью отдельных особей, у *D. iberica* генетически закреплено и наблюдается регулярно.

Онтогенез и структура популяций

Протокормы *D. iberica*, обнаруженные нами в природе, достигали 5—7 мм в диаметре, образования микоризомов у них не происходило. Апекс протокорма формировал надземный побег, несущий 4 влагалищных и 1 зеленый лист, а также терминальный тубероид. Ювенильная и имматурная стадии онтогенеза, по-видимому, длятся около 0.5—1 года каждая. Морфометрические характеристики различных возрастных состояний представлены в таблице.

Популяции *D. iberica* представлены в основном разновозрастными раметами. Протокормы и ювенильные растения семенного происхождения единичны и составляют менее 1 % от общей численности популяции. Самой многочисленной группой (56 % от общего числа растений в популяции) являются имматурные особи, образующиеся на верхушках столонов. В течение 1—2 лет они переходят либо во взрослое вегетативное, либо сразу в генеративное возрастные состояния. Взрослые вегетативные особи составляют около 39, а генеративные — около 4 % общей численности популяции.

Морфометрические характеристики возрастных состояний *Dactylorhiza iberica*

Признак	*j*	*im*	*v*	*g*
Число листьев	1	1—2	2—3	2—3
Длина нижнего листа, см	4—5	8—13	11—18	10—15
Ширина нижнего листа, см	0.4—0.6	0.6—0.8	1.1—1.3	0.9—1.4
Длина клубня, см	2—3	4—5	7—12	8—15
Диаметр клубня, см	0.4—0.5	0.4—0.6	0.7—0.9	0.7—1.0
Число корней	2—3	3—4	5—8	6—8
Длина корней, см	1—2	1—3	4—10	4—10
Высота надземного побега, см				36—67
Число цветков				33—40

Примечание. *j* — ювенильное, *im* — имматурное, *v* — виргинильное, *g* — генеративное возрастные состояния.

Как возрастная, так и пространственная структура популяций вида являются типичными для растений с интенсивным вегетативным размножением (Ценопопуляции..., 1976). Довольно большая длина столонов, служащих для вегетативного разрастания особей, приводит к отсутствию плотных скоплений побегов в клонах. Однако плотность популяции в целом весьма значительна и достигает 45 экз./м^2.

Микориза

Микориза в протокорме *D. iberica* локализована в его базальной части, что характерно для начальных стадий онтогенеза многих других представителей трибы *Orchideae* (Rasmussen, 1995; Куликов, Филиппов, 2003). Ювенильные растения слабомикотрофны. Интенсивность микоризной инфекции в их подземных органах составляла 0—4.5 %.

Интенсивность микоризы в корнях взрослых особей достигала 57—83 %. В тонких окончаниях корневых клубней микориза развивалась менее интенсивно (33—51%). Более слабое распространение микоризы в клубневых окончаниях по сравнению с придаточными корнями было отмечено и у некоторых других видов рода *Dactylorhiza: D. maculata* (L.) Soó (Маракаев, 2002) и *D. fuchsii* (Татаренко, Варывдина, в печати). Снижение интенсивности микоризы отмечено в конце августа, когда клетки паренхимы как придаточных корней, так и корневого окончания тубероида были заполнены крахмалом. Подобное явление наблюдалось у целого ряда других орхидных (Rasmussen, 1995; Tatarenko, 2002).

Интенсивность микоризы в корнях, расположенных на столонах, варьировала очень сильно, как в пределах одного, так и разных столонов, — от полного отсутствия гриба до 3—4 и до 15—51 %. Выявить какие-либо закономерности в распространении микоризы в придаточных корнях, расположенных на плагиотропных побегах, не удалось. Придаточные корни столонов выполняют функции запасающих органов. В них к началу периода покоя накапливается крахмал. Вероятно, это приводит к угнетению микоризы. В клетках самих столонов гриб отсутствовал.

Благодарности

Работа выполнена при поддержке гранта президента РФ на поддержку ведущих научных школ № НШ-2125.2003.4.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аверьянов Л. В. Конспект рода *Dactylorhiza* Neck. ex Nevski (*Orchidaceae*), 3 // Новости систематики высших растений. Л., 1990. Т. 27. С. 32—62.

Аверьянов Л. В. Обзор видов семейства орхидных во флоре Кавказа // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 10. С. 108—127.

Баталов А. Е. Биоморфология, экология популяций и охрана орхидных в Архангельской области: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1998. 24 с.

Блинова И. В. Эколого-биологические особенности некоторых представителей семейства *Orchidaceae* Мурманской области: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1995. 24 с.

Голубев В. Н. Биологическая флора Крыма. Ялта, 1996. 87 с.

Жмылев П. Ю.; Алексеев Ю. Е., Карпухина Е. А., Баландин С. А. Биоморфология растений: иллюстрированный словарь. Учебное пособие. М., 2002. 240 с.

Куликов П. В., Филиппов Е. Г. Особенности микоризообразования в онтогенезе орхидных умеренной зоны в природе и культуре *in vitro* // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2003. Т. 108. Вып. 1. С. 51—59.

Маракаев О. А. Эколого-физиологические особенности онтогенеза *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó (сем. *Orchidaceae*) в связи с микотрофией: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2002. 27 с.

Невский С. А. Сем. Ятрышниковые — *Orchidaceae* Lindl. // Флора СССР. М.; Л., 1935. Т. 4. С. 589—730.

Попкова Л. Л. Орхидные Крыма: биология, экология, охрана // Сб. тр. Никитск. бот. сада. Ялта, 2001. Т. 120. С. 41—53.

Собко В. П. Орхидеї України. Київ, 1989. 190 с.

Селиванов И. А. Микосимбиотрофизм как форма консортивных связей в растительном покрове Советского Союза. М., 1981. 231 с.

Татаренко И. В., Баталов А. Е. Биоморфологические особенности *Leucorchis albida* (*Orchidaceae*) // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 12. С. 74—80.

Татаренко И. В., Варывдина И. В. Экспериментальное изучение микоризы и морфогенеза побегов *Dactylorhiza fuchsii* (*Orchidaceae*) в зависимости от интенсивности фотосинтеза // Бюлл. МОИП. Отд. биол. (в печати).

Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М., 1976. 214 с.

Червона книга Української РСР. Київ, 1980. 500 с.

Rasmussen H. N. Terrestrial orchids from seed to mycotrophic plant. Cambridge, New York, 1995. 444 p.

Tatarenko I. V. Intensity of mycorrhizal infection in some orchid populations in Japan // P. Kindlmann, J. H. Willems, D. F. Whigham (eds). Trends and fluctuations and underlying mechanisms in terrestrial orchid populations. Leiden, 2002. P. 167—183.

Tatarenko I. V. Growth habits of temperate terrestrial orchids // J. Arditti and T. Kull (eds.) Orchid biology: reviews and perspectives. Vol. 9 (in press).

Tatarenko I. V., Kondo K. Vegetative morphology of *Habenaria radiata* (*Orchidaceae*) in nature and axenic culture // Тр. II Межд. конф. по анат. и морф. раст. СПб., 2002. С. 326—327.

Tatarenko I. V., Kondo K. Seasonal development of annual shoots in some terrestrial orchids from Russia and Japan // Plant Species Biology. 2003. Vol. 18. N 1. P. 43—55.

SUMMARY

Dactylorhiza iberica differs significantly from other species of the genus by morphology and development of its underground organs. Plant forms the shoots of two types: orthotropic having a stage of inside-bud development, and plagiotropic (stolons) growing without any bud formation. Growth of the orthotropic shoot lasts about 3 years, including 2 years inside the bud, whereas of the plagiotropic shoot — 1.5 year. Plagiotropic shoot always forms apical root-stem tuberoid on the top. Shoots of the both types are branching and forming 2—3 lateral shoots, which can be stolons or root-stem tuberoids. Such branching leads to intensive vegetative propagation almost substituting for the seed germination. Populations are numerous, immature and vegetative mature ramets dominate in the population age composition. Roots in both kinds of shoots are more heavily by mycorrhiza, than thin extensions of tubers.

УДК 581.9.(470.345) Бот. журн., 2006 г., т. 91, № 7

© Е. В. Письмаркина, Т. Б. Силаева, И. В. Кирюхин

АНАЛИЗ УРБАНОФЛОРЫ САРАНСКА

E. V. PISMARKINA, T. B. SILAEVA, I. V. KIRJUKHIN. THE ANALYSIS OF THE URBAN FLORA OF THE CITY OF SARANSK

Мордовский государственный университет им. Н. П. Огарева
430000 Республика Мордовия, г. Саранск, ул. Большевистская, 68
E-mail: biotech@moris.ru
Факс (8342) 32-45-54
Поступила 15.12.2005
Окончательный вариант получен 07.09.2005

Приводятся результаты исследований флоры г. Саранска за 1994—2005 гг.: таксономический состав, биоморфологическая структура, состав эколого-фитоценотических и экологических групп, особенности антропотолерантности. Проведен разносторонний анализ адвентивной фракции городской

флоры с выявлением основных флорогенетических групп и характеристикой адвентивных видов по способу иммиграции и степени натурализации. Для редких растений флоры города применены категории редкости, использованные в Красной книге Республики Мордовия.

Ключевые слова: городская флора, аборигенная фракция, адвентивная фракция, редкие растения, Саранск, Республика Мордовия.

В течение последних двух столетий урбанизация стала мощным фактором преобразования окружающей среды. В результате усиленного роста городов, развития их социальной и экономической инфраструктуры коренным образом трансформируется природный ландшафт. Наиболее серьезные изменения происходят при этом в растительном покрове, что делает особенно актуальным изучение флоры и растительности в черте городов и их ближайших окрестностей. Изучение экологической обстановки на урбанизированных территориях становится все более разносторонним и масштабным (Горышина, 1991; Морозова и др., 2003). Результаты изучения флоры и растительности городов являются основой для разработки конкретных мероприятий по улучшению экологической обстановки, оптимизации городской среды.

По данным о растительном покрове Республики Мордовия уже накоплен значительный материал и видовой состав флоры в целом выявлен, однако флора городов до сих пор не являлась предметом специального изучения. На протяжении полевых сезонов 1994—2005 гг. нами проводились исследования флоры г. Саранска. Были поставлены следующие задачи: выявить видовой состав, провести всесторонний анализ флоры, определив ее таксономическую, биоморфологическую, экологическую и эколого-фитоценотическую структуру; определить степень синантропизации и адвентизации флоры города; в рамках изучения адвентивного компонента флоры выявить флорогенетические элементы и дать характеристику заносных видов по способу иммиграции и степени натурализации; исследовать группу редких растений.

Природные условия

Полевые исследования проводились маршрутным методом (Алехин, 1938) в сочетании с детальным обследованием модельных участков в зоне застройки города и за ее пределами. Инвентаризация флоры проводилась в пределах административных границ города. Были учтены фонды гербариев кафедры ботаники и физиологии растений Мордовского университета (GMU) и гербария им. Д. П. Сырейщикова Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова (MW). В флористический список наряду с аборигенными видами включены все заносные виды растений, проходящие самостоятельно, без целенаправленного воздействия со стороны человека, хотя бы начальную часть жизненного цикла (Ильминских и др., 1998). Для точного подсчета числовых параметров городской флоры были составлены базы данных в программе Excel.

Материал и методика

Г. Саранск расположен в лесостепном ландшафте северо-западных отрогов Приволжской возвышенности на р. Инсар — правом притоке р. Алатырь. Площадь города 98.9 км^2, население 323 тыс. человек. Климат умеренно-континентальный, среднегодовая температура воздуха 3.8 °С. Рельеф города холмистый, расчленен балками, оврагами и ложбинами, простирающимися от приводораздельных про-

странств к долине р. Инсара и его основных притоков — Тавлы, Карная, Акшенаса, Саранки, Лепелейки. Характерной чертой рельефа города является хорошо выраженная асимметрия склонов: более крутыми являются склоны южной и западной экспозиций (Ямашкин, 2002).

В г. Саранске леса сочетаются с элементами лугово-степной и луговой растительности, небольшими заболоченными участками, водной растительностью по естественным старицам р. Инсар и прудам. Лиственные леса располагаются к востоку и западу от зоны застройки города. Преобладающая порода здесь — дуб черешчатый, есть участки с доминированием липы мелколистной, осины, ясеня обыкновенного, клена остролистного. Фрагменты северной луговой степи сохранились на различных неудобьях: по крутым склонам коренного берега р. Инсар и его притоков, склонам балок и оврагов, на выходах карбонатных пород.

Результаты и обсуждение

Таксономический состав флоры. Флора г. Саранска характеризуется довольно высоким видовым разнообразием. В настоящее время в ее составе выявлено 897 видов сосудистых растений из 95 семейств и 435 родов.

Во флоре города преобладают цветковые растения. Их насчитывается 884 вида, что составляет 98.5 % флоры города (ГФ). Среди цветковых значительна роль двудольных растений — 701 вид, или 78.2 % ГФ, тогда как однодольные представлены 183 видами (20.4 % ГФ). Доля высших споровых растений незначительна: 13 видов, что составляет только 1.5 % ГФ. Такое соотношение высших систематических групп характерно для флор умеренного пояса.

Ведущие 10 семейств располагаются в следующем порядке: *Asteraceae* (118 видов; 13.2 % ГФ); *Poaceae* (94; 10.5 %), *Rosaceae* (63; 7.0 %), *Fabaceae* (51; 5.7 %), *Brassicaceae* (49; 5.5 %), *Caryophyllaceae* (41; 4.6 %), *Lamiaceae* (37; 4.1 %), *Apiaceae* (33; 3.7 %), *Cyperaceae* (28; 3.1 %), *Scrophulariaceae* (27; 3.0 %). Систематический спектр городской флоры можно представить как *Ast–Po–Ro* или (при широкой трактовке рода *Alchemilla*) *Ast–Po–Ro+Fab*. Такой состав спектра, по нашему мнению, говорит о переходном характере городской флоры от *Ro*-типа, характерного для средней полосы, к *Fab*-типу, более свойственному югу и юго-востоку европейской части России (Хохряков, 1995, 2000). В пользу этого говорит также положение семейств *Caryophyllaceae* и *Lamiaceae*, представители которых более характерны для аридных территорий, на 6-м и 7-м местах соответственно, и смещение бореального сем. *Cyperaceae* на 9-е место, тогда как в сводной флоре бассейна р. Алатырь последнее находится на 4-м месте (Чугунов, 2002). Показательно положение сем. *Brassicaceae* на 5-м месте, большинство представителей которого характерно для областей Средиземноморья и Западной Азии. Обращает на себя внимание и то, что 8-е место занимает «южное» в целом сем. *Apiaceae*. Повышена роль такого «полупустынного и пустынного» сем., как *Chenopodiaceae* (20 видов).

Наиболее богаты по числу видов следующие роды городской флоры: *Carex* (24 вида), *Polygonum* (14), *Artemisia* (13), *Veronica* (11), *Galium* (12), *Salix*, *Potentilla*, *Trifolium*, *Vicia* и *Campanula* (по 10), *Silene* (9), *Poa* и *Chenopodium* (по 8), *Rumex*, *Alchemilla*, *Geranium* и *Viola* (по 7), *Equisetum*, *Potamogeton*, *Ranunculus* и *Cirsium* (по 6). Остальные роды содержат от 1 до 5 видов.

Антропотолерантность флоры. Реакция растений на усиленный антропогенный пресс определяется их антропотолерантностью. Для распределения флоры г. Саранска по антропотолерантным группам нами использована классифика-

ция А. В. Чичева (1981). Результаты анализа показали доминирование в городской флоре синантропных растений (С) — в сумме их насчитывается 576 видов, или 64.2 % ГФ. Среди них 202 вида (22.5 %) отнесено к апофитам — аборигенным видам, встречающимся в равной степени как в природных, так и преобразованных человеком местообитаниях; группа — антропофитов — растений преимущественно антропогенных экотопов — насчитывает 75 видов (8.4 %). Остальные 299 видов составляют адвентивную фракцию флоры города (Адв). К индигенофитам — обитателям более или менее сохранившихся в городской черте природных экосистем — отнесен 321 вид (35.8 % ГФ). На основе полученных результатов рассчитаны индекс синантропизации (отношение числа синантропофитов к общему числу видов городской флоры — С/ГФ) и индекс адвентизации (отношение числа адвентивных видов к общему числу видов — Адв/ГФ): С/ГФ = 0.64, Адв/ГФ = 0.33. Они свидетельствуют об относительно высокой степени антропогенной трансформации городской флоры по сравнению с региональной. Так, для бассейна р. Алатырь индекс адвентизации равен 0.27 (Чугунов, 2002), для Республики Мордовия — 0.27 (Бармин, 2000).

Биоморфологическая структура. В спектре жизненных форм по К. Раункиеру (Raunkiaer, 1934) значительна роль гемикриптофитов, которых насчитывается 428 видов, или 47.7 % ГФ. Следующей по убыванию числа видов является группа терофитов — 206 видов, или 23.0 %. Геофитов насчитывается 85 видов, или 9.5 %. Далее по убыванию числа видов следуют нанофанерофиты (53 вида; 5.9 %), фанерофиты (39; 4.3 %), хамефиты и гелофиты (по 17 видов; 1.9 %), гелофиты или гемикриптофиты (15; 1.7 %), геофиты или гемикриптофиты (14; 1.5 %), гелофиты или геофиты (9; 1.0 %), гемикриптофиты или терофиты (8; 0.9 %), гемикриптофиты или хамефиты (5; 0.6 %), гелофиты или терофиты (1; 0.1 %). Преобладание гемикриптофитов (за счет аборигенных видов, их насчитывается 340 против 88 адвентивных) характерно для флор умеренного пояса Евразии. Однако обращает на себя внимание большое количество терофитов, из которых 143 вида являются заносными. Расселение местных и занос чужеземных видов этой группы обычно происходят при условии слабой конкуренции со стороны многолетников, что характерно для нарушенных сообществ. Большое количество терофитов говорит о слабой степени формирования растительных сообществ в городских экотопах, в первую очередь на антропогенно трансформированных территориях. Велика доля заносных видов и в группах фанерофитов, нанофанерофитов и хамефитов — в сумме их насчитывается 50 видов (в ГФ — 109). Это вызвано дичанием плодово-ягодных и декоративных интродуцентов.

Эколого-фитоценотические группы. Проведенный эколого-фитоценотический анализ флоры (табл. 1) показал преобладание в черте города сорных растений. Вместе с растениями культивируемой, культивируемой и сорной, сорно-луговой, сорно-лесной и сорно-степной групп количество видов нарушенных местообитаний составляет 387, или 43.1 % от ГФ. Их высокая процентная доля говорит о значительной степени антропогенной трансформации флоры города. Из таких, преимущественно ценофобных, видов (с незначительным участием луговых и прибрежно-водных) составлены практически все растительные группировки в зоне застройки: во дворах, палисадниках, на обочинах дорог, свалках, территориях промышленных и сельскохозяйственных предприятий, пустырях, железнодорожных насыпях, обочинах и откосах автодорог.

На втором месте по числу видов находится группа степных растений (включая лугово-степные виды). Их насчитывается 117 видов, или 13.0 % ГФ. Немногим меньше представителей лесных ценозов — 113 видов (12.6 % ГФ). Значительно

ТАБЛИЦА 1

Эколого-фитоценотические группы во флоре г. Саранска

Эколого-фитоценотическая группа	Число видов					
	Аборигенная флора		Адвентивная флора		Вся городская флора	
	абс.	%	абс.	%	абс.	%
Лесная	112	18.7	1	0.3	113	12.6
Луговая	92	15.4	11	3.7	103	11.5
Лесо-луговая	53	8.9	5	1.7	58	6.5
Степная	115	19.2	2	0.7	117	13.0
Болотная	47	7.9	8	2.7	55	6.1
Водная и прибрежно-водная	45	7.5	1	0.3	46	5.1
Водно-болотная	18	3.0	—	—	18	2.0
Сорная	50	8.4	131	43.8	181	20.2
Сорно-лесная	6	1.0	—	—	6	0.7
Сорно-луговая	46	7.7	18	6.0	64	7.1
Сорно-степная	14	2.3	1	0.3	15	1.7
Культивируемая	—	—	94	31.4	94	10.5
Культивируемая и сорная	—	—	27	9.0	27	3.0
Всего	598	100.0	299	100.0	897	100.0

участие в городской флоре растений пойменных и материковых лугов — 103 вида (11.5 %). Виды лесо-луговой, болотной, водной и прибрежно-водной, водно-болотной групп вместе составляют 177 видов, или 19.7 % ГФ. Виды перечисленных эколого-фитоценотических групп приурочены только к ненарушенным или малонарушенным местообитаниям.

Экологические группы. Экологический анализ флоры г. Саранска проведен на основе отношения растений к обеспечению водой (табл. 2). В городской флоре доминируют растения, характерные для местообитаний со средним уровнем увлажненности, — мезофиты, что свидетельствует о наличии в городской черте большого числа экотопов с достаточным увлажнением. Многочисленны также виды сухих местообитаний: ксеромезофиты и ксерофиты в сумме составляют 25.2 % ГФ (226 видов). На долю видов переувлажненных местообитаний приходится 16.5 %

ТАБЛИЦА 2

Экологические группы во флоре г. Саранска

Экологическая группа	Число видов					
	Аборигенная флора		Адвентивная флора		Городская флора	
	абс.	%	абс.	%	абс.	%
Гидрофиты	22	3.7	1	0.3	23	2.6
Гигрофиты	73	12.2	6	2.0	79	8.8
Гигромезофиты	38	6.4	8	2.7	46	5.2
Мезофиты	327	54.7	196	65.5	523	58.3
Ксеромезофиты	136	22.7	83	27.8	219	24.4
Ксерофиты	2	0.3	5	1.7	7	0.8
Всего	598	100.0	299	100.0	897	100.0

ТАБЛИЦА 3

Характеристика адвентивных растений по степени натурализации и способу иммиграции

	Эфемерофиты	Колонофиты	Эпекофиты	Агриофиты	Всего
Ксенофиты	44/14.7	19/6.4	84/28.1	13/4.3	160/53.5
Ксено-эргазиофиты	9/3.0	3/1.0	5/1.7	5/1.7	22/7.4
Эргазиофиты	38/12.7	52/17.4	19/6.4	8/2.7	117/39.1
Всего	91/30.4	74/24.8	108/36.1	26/8.7	299/100.0

Примечание. В числителе — абсолютное число видов, в знаменателе — % от общего числа адвентивных видов.

ГФ (148 видов, из них 133 — аборигенные растения). Основную часть мезофитов составляют местные виды. Среди растений сухих местообитаний значительна доля адвентивных видов (88 видов; 38.9 % общего числа ксеромезофитов и ксерофитов).

Однако экотопы с достаточным и избыточным увлажнением располагаются в большинстве случаев в незастроенной части города (пригородные леса, поймы и берега рек, различные природные и рукотворные водоемы). Местообитания в городских кварталах и промышленной зоне зачастую испытывают недостаток влаги. Причинами этого являются особенности городского климата и уплотнение почвы. Поэтому в составе фитоценозов зоны застройки значительна роль ксеромезофитов и ксерофитов.

Адвентивная флора города. Для адвентивной флоры выявлено 14 флорогенетических элементов. Среди заносных растений преобладают выходцы из Средиземноморья (69 видов; 23.1 % от всей адвентивной флоры города), Северной Америки (52; 17.4 %) и ирано-туранской области (51; 17.1 %). Существенна роль восточноазиатских (25; 8.4 %) и западноевропейских (22; 7.3 %) видов. На остальные флорогенетические элементы (восточноевропейского, сибирского, южноазиатского, кавказского, африканского, южно- и центральноамериканского) и растения культурного и неустановленного происхождения приходится от 1 до 14 видов, что в сумме составляет 80, или 26.7 % адвентивной флоры города.

При изучении адвентивного компонента городской флоры нами рассматривались 2 характеристики заносных растений: способ иммиграции и степень натурализации (табл. 3). Существует мнение (Мерзлякова, 2000; Уральская, Литвинова, 2000), что в адвентивной фракции городской флоры не имеет смысла разделять виды на археофиты и неофиты, так как города возникли в определенное историческое время, и все адвентивные растения по отношению к флоре города являются неофитами. Поэтому анализ адвентивной флоры по времени заноса мы не проводили.

Среди заносных растений по степени натурализации преобладают натурализующиеся виды — эпекофиты. Они активно осваивают различные нарушенные местообитания. Значительная часть эпекофитов заносится непреднамеренно (ксенофиты). Это многие распространенные сорные растения, такие как *Bromus japonicus*,[1] *Setaria glauca, S. viridis, Atriplex prostrata, A. sagittata, A. tatarica, Chenopodium hybridum, Amaranthus retroflexus, Brassica campestris, Descurainia sophia, Lepidium ruderale, Raphanus raphanistrum, Sisymbrium loeselii, Geranium sibiricum, Malva pusilla, Galinsoga parviflora.* Зачастую в рудеральных ценозах они доминируют, вытесняя местные виды. Особую опасность представляет расселение по городским

[1] Названия сосудистых растений приведены по С. К. Черепанову (1995).

экотопам таких карантинных сорняков, как *Ambrosia artemisiifolia* и *Cyclachaena xanthiifolia*, являющихся источниками аллергенной пыльцы. К «беглецам из культуры» — эргазиофитам — среди эпекофитов относятся самые распространенные декоративные и плодово-ягодные культуры: *Ulmus pumila, Aquilegia vulgaris, Malus domestica, Physocarpus opulifolius, Lupinus polyphyllus, Medicago sativa, Fraxinus pennsylvanica, Helianthus tuberosus, H. subcanescens, Solidago canadensis* и некоторые другие.

Также многочисленна группа эфемерофитов — малоустойчивых ненатурализующихся видов, удерживающихся в местах первичного заноса на короткий срок (обычно 1—2 года). Примерами непреднамеренно занесенных растений этой группы являются *Alopecurus myosuroides, Setaria faberi, Abutilon theophrasti, Solanum cornutum, Anthemis ruthenica, Artemisia annua*. Часть эфемерофитов «пришла из культуры». Это, например, *Avena sativa, Zea mays, Raphanus sativus, Anethum graveolens, Ipomoea purpurea, Mentha piperita, Lycopersicon esculenthum, Cucurbita pepo, Calendula officinalis, Helianthus annuus*. Значительное количество эфемерофитов в городской флоре (88 видов; 32.1 % адвентивной флоры города), составляющее больше половины эфемерофитов адвентивной флоры Мордовии (55.7 %), показывает благоприятную роль городских условий для первичного заноса и расселения адвентивных растений.

Третьей по численности является группа колонофитов — видов, удерживающихся в местах заноса или культивирования много лет, способных размножаться там семенами или вегетативно, но не выходящих далеко за их пределы. Это как разнообразные интродуценты, например *Larix sibirica, Hemerocallis fulva, Berberis vulgaris, Cotoneaster lucidus, Ribes aureum, Fragaria ananassa, Cornus sanguinea, Lonicera caprifolium*, так и растения, попавшие в город в основном с железнодорожным транспортом и обнаруженные на насыпях дорог. Типичными из таких растений в Саранске являются *Rumex stenophyllus, Gypsophila perfoliata, Potentilla reptans*.

Примерами агриофитов, успешно освоивших природные экотопы, являются *Elodea canadensis, Arrhenatherum elatius, Salix fragilis, Saponaria officinalis, Bunias orientalis, Caragana arborescens, Acer negundo, Heracleum sosnowskyi, Cynoglossum officinale, Sambucus racemosa, Bryonia alba, Echinocystis lobata, Bidens frondosa, Erigeron canadensis, Inula helenium*.

Редкие виды флоры. В настоящее время представителями природной флоры и растительности: широколиственных лесов на водоразделах, нагорных остепненных дубрав и луговых степей, распространенных когда-то на территории г. Саранска, являются редкие и исчезающие растения. Многие растения — типичные представители природных экотопов, которым в пределах области или республики исчезновение не грозит, в городе зачастую становятся редкими, а редкие растения — сокращающими свою численность или вовсе исчезнувшими. Таких видов в городе насчитывается 99.

Значительная часть редких растений города обитает в лугово-степных сообществах. Это ***Elytrigia lolioides* (2),[2] ***Helictotrichon schellianum* (1), ***Stipa capillata* (2), ***S. pennata*** (1), ***S. tirsa* (1), **Carex melanostachya* (1), ***C. supina* (2), ***Allium flavescens* (1), ***Gladiolus imbricatus* (1), **Polygonum alpinum* (2), **Arenaria lon-*

[2] Двумя звездочками (**) отмечены виды, внесенные в Красную книгу Республики Мордовия (2003), одной (*) — виды, нуждающиеся на территории республики в постоянном контроле и наблюдении. Виды, внесенные в Красную книгу РСФСР (1988), выделены жирным шрифтом. В скобках указаны принятые для территории Саранска категории редкости, использованные в Красной книге Республики Мордовия (2003).

gifolia (2), **A. micradenia* (1), ***Dianthus campestris* (4), **D. versicolor* (4), **Gypsophila altissima* (1), **Silene chlorantha* (3), ***S. repens* (1), ***S. sibirica* (1), ***Adonis vernalis* (1), ***Amygdalus nana* (1), *Potentilla heptaphylla* (2), ***Spiraea crenata* (1), **Onobrychis arenaria* (3), **Oxytropis pilosa* (2), *Trifolium alpestre* (3), *Vicia tenuifolia* (3), *Geranium sanguineum* (3), **Euphorbia subtilis* (3), ***Hypericum elegans* (1), **Viola pumila* (2), **Xanthoselinum alsaticum* (2), *Gentiana cruciata* (3), **Dracocephalum ruyschiana* (3), *Nepeta pannonica* (3), **Origanum vulgare* (3), ***Salvia pratensis* (1), *S. stepposa* (3), *Stachys recta* (3), *Pedicularis kaufmannii* (3), ***Verbascum phoeniceum* (2), *Veronica prostrata* (3), *Campanula bononiensis* (3), *C. wolgensis* (4), ***Artemisia armeniaca* (2), ***A. latifolia* (2), ***A. pontica* (2), *Centaurea pseudomaculosa* (4), **Echinops ruthenicus* (3), ***Galatella rossica* (1), **Inula hirta* (3), **Scorzonera purpurea* (2).

В пригородных широколиственных лесах, расположенных в западной, северо-западной и северо-восточной частях Саранска, сохранились **Melica altissima* (1), **Convallaria majalis* (2), ****Fritillaria ruthenica*** (1), ***Lilium martagon* (2), **Dactylorhiza fuchsii* (2), **D. incarnata* (2), ***Gymnadenia conopsea* (4), **Platanthera bifolia* (4), ***P. chlorantha* (2), ***Anemone sylvestris* (1), ***Delphinium cuneatum* (1), **Trollius europaeus* (3), **Corydalis intermedia* (1), **C. marschalliana* (1), **C. solida* (2), **Dentaria quinquefolia* (2), *Potentilla alba* (2), ***Trifolium lupinaster* (1), ***Acer campestre* (1), *Daphne mezereum* (3), **Pulmonaria mollis* (1), **P. obscura* (2), **Adenophora lilifolia* (3), **Campanula persicifolia* (2), *C. sibirica* (2), **C. trachelium* (2), **Serratula coronata* (3), **S. lycopifolia* (3). На остепненных опушках нагорных дубрав еще можно встретить ***Iris aphylla* (1), ***Dianthus superbus* (2), **Cerasus fructicosa* (2), **Prunus spinosa* (2), *Conioselinum tataricum* (3), **Laser trilobum* (2), **Pulmonaria angustifolia* (3).

В р. Инсар и ее притоках имеются небольшие популяции **Nuphar lutea* (3), в прибрежной зоне — **Iris pseudacorus* (1), на заболоченных участках по берегам — *Angelica palustis* (1).

Вероятно, исчезнувшими из флоры города (0) следует считать ***Agrostemma githago*, ****Cypripedium calceolus***, ***Helichrysum arenarium*, ***Linum perenne*, ***Pulsatilla patens*, ***Senecio erucifolius*. Неясное происхождение (4 — неопределенные виды) имеют ***Carex capillaris*, ***C. diluta*, ***Hierochloë repens*, *Otites parviflora*. Возможно, появление их в городе связано с непреднамеренным заносом.

Заключение

1. Таксономический спектр флоры г. Саранска в целом соответствует положению города в лесостепной зоне умеренного пояса, однако обнаруживает черты флор более южных областей.

2. Рассчитанные индексы синантропизации и адвентизации показывают высокую степень антропогенной нарушенности городской флоры.

3. В спектре жизненных форм городской флоры доминируют гемикриптофиты. В то же время большая доля терофитов указывает на несформированность растительного покрова в городских экотопах, в первую очередь на антропогенно трансформированных территориях.

4. Большая доля в городской флоре растений нарушенных местообитаний говорит о высокой степени антропогенной трансформации растительного покрова города.

5. В городской флоре доминируют мезофиты. Однако из-за неравномерности распределения экотопов с достаточным увлажнением по городской территории в

составе фитоценозов зоны застройки оказывается значительной роль ксеромезофитов и ксерофитов.

6. Облик адвентивной флоры города определяют эпекофиты — трудноискоренимые сорняки, ухудшающие экологическое и эстетическое состояние городской экосистемы. Большое количество эфемерофитов показывают благоприятную роль городских условий для заноса и расселения адвентивных растений. В заносной флоре определяющую роль играют средиземноморские, ирано-туранские и североамериканские виды.

7. В черте города заслуживают статуса редких и исчезающих 99 видов сосудистых растений.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алехин В. В. Методика полевых исследований растительности и флоры. М., 1938. 208 с.

Бармин Н. А. Адвентивная флора Республики Мордовия: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2000. 18 с.

Горышина Т. К. Растение в городе. Л., 1991. 152 с.

Ильминских Н. Г., Баранова О. Г., Пузырев А. Н. Конспект флоры Ижевска и его окрестностей // Природа Ижевска и его окрестностей. Ижевск, 1998. С. 81—170.

Красная книга Республики Мордовия. В 2 т. Т. 1: Редкие виды растений, лишайников и грибов / Сост. Т. Б. Силаева. Саранск, 2003. 288 с.

Красная книга РСФСР (Растения). М., 1988. 591 с.

Мерзлякова И. Е. Итоги изучения флоры города Томска // Сравнительная флористика на рубеже III тысячелетия: достижения, проблемы, перспективы: Матер. V Рабоч. совещ. по сравнительной флористике. Ижевск, 1998. СПб., 2000. С. 312—317.

Морозова Г. Ю., Злобин Ю. А., Мельник Т. И. Растения в урбанизированной природной среде: формирование флоры, ценогенез и структура популяций // Журн. общ. биол. 2003. Т. 64. № 2. С. 166—180.

Уральская Н. Г., Литвинова Е. М. Некоторые особенности флоры сосудистых растений города Новгорода // Сравнительная флористика на рубеже III тысячелетия: достижения, проблемы, перспективы: Матер. V Рабоч. совещ. по сравнительной флористике. Ижевск, 1998. СПб., 2000. С. 336—343.

Хохряков А. П. Основные типы флористических спектров в Средней России // Флора Центральной России: Матер. Росс. конф. 1—3 февраля 1995 г. М., 1995. С. 12—16.

Хохряков А. П. Таксономические спектры и их роль в сравнительной флористике // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 5. С. 1—11.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 992 с.

Чичев А. В. Синантропная флора города Пущина // Экология малого города. Пущино, 1981. С. 18—42.

Чугунов Г. Г. Флора бассейна реки Алатырь: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Саранск, 2002. 20 с.

Ямашкин А. А. Рельеф // Культурный ландшафт города Саранска. Саранск, 2002. С. 13.

Raunkiaer C. The life forms of plant and statistical plant geography. Oxford: Clarendon Press, 1934. 632 p.

SUMMARY

The results of the research of the flora of the city of Saransk in 1994—2005 are presented: its taxonomic composition, biomorphological structure, the composition of ecological-phytocoenotic and ecological groups, and the peculiarities of its tolerance of anthropogenic pressure. The multivarious analysis of the adventive fraction of the urban flora was made, and allowed to reveal its major florogenetic by the immigration type and naturalization degree. The rare plants of the flora were defined according to the status categories used in the Red Data Book of Republic of Mordovia.

УДК 581.526 Бот. журн., 2006 г., т. 91, № 7

© О. М. Вершинина, В. С. Ипатов

РАСТИТЕЛЬНЫЕ СООБЩЕСТВА ПАРКОВ «ПЕТЕРГОФСКОЙ ДОРОГИ» (С.-ПЕТЕРБУРГ): БЕРЕЗНЯКИ

O. M. VERSHININA, V. S. IPATOV. PLANT ASSOCIATIONS IN THE PARKS OF «PETERHOF ROAD» (ST. PETERSBURG): BIRCH FORESTS

Санкт-Петербургский государственный университет
199034 С.-Петербург, Университетская наб., 7/9
Факс (812)328-14-72
Поступила 22.12.2005

Исследованы состав и структура березняков, представленных в парках «Петергофской дороги» сообществами с участием аборигенных и интродуцированных видов. Выделены 2 группы ассоциаций: незаболоченные и заболоченные березняки. Незаболоченные березняки включают 6 ассоциаций, заболоченные березняки — 2. Выявлены характерные особенности парковых березняков: разреженный древостой, богатый подлесок, значительное участие неморальных видов в травяном покрове.
Ключевые слова: березняки, растительное сообщество, парки, С.-Петербург.

Сады и парки «Петергофской дороги» (С.-Петербург) — сложный объект геоботанического изучения. В работе исследованы сообщества формации березняки парков Ораниенбаум, Сергиевка, Английского парка, Александрии, парка усадьбы Михайловка, Александрино (см. рисунок).

Березняки на территории европейской части России образованы двумя видами берез: березой повислой (*Betula pendula* Roth.) и березой пушистой (*Betula pubescens* Ehrh.). Эти 2 вида нередко растут в смеси и образуют промежуточные формы, поэтому в большинстве исследований сообщества с их древостоями рассматриваются в рамках одной формации (Ипатов, 1960; Ниценко, 1972; Зворыкина, 1977; Ильюшенко, Кошельков, 1977; Рысин, 1979; Василевич, 1996, 1997). Тем не менее для более южных березняков лесов Белоруссии была разработана классификация, включающая 2 формации березовых лесов (Юркевич, 1992): 1) производные бородавчатоберезовые леса на минеральных почвах; 2) коренные пушистоберезовые леса на болотах. Так как среди наших описаний нет болотных березняков, все сообщества мы относим к одной формации.

Всего в парках Петергофской дороги сделано 107 описаний сообществ березняков. Площадь участков 90—370 м^2. Границы фитоценоза определялись визуально с использованием 2 критериев: 1) структурно-флористический критерий (Ниценко, 1971). Оценивается количественное соотношение видов (обилие, покрытие) и сравнивается состав доминантов каждого яруса. Данный критерий одновременно является и диагностическим, и характеризующим уже выделенные единицы; 2) топологический критерий разработан нами для выделения фитоценозов, разделенных дорожно-тропиночной сетью и дренажной системой. После выявления границ фитоценоза и нанесения контура на карту проводилось геоботаническое описание в реальном контуре фитоценоза на всей его территории. В связи с высокой мозаичностью растительных сообществ парков в качестве наименьшей синтаксономической единицы нами была принята социация, что позволяет учитывать все разнообразие парковой растительности. Социация рассматривается нами здесь как участок ассоциации, очень малый по площади и не обязательно имеющий все ярусы ассоциации, к которой он принадлежит.

Березняки являются одной из наиболее изученных производных формаций, тем не менее по сравнению с первичными лесами они исследованы в значительно мень-

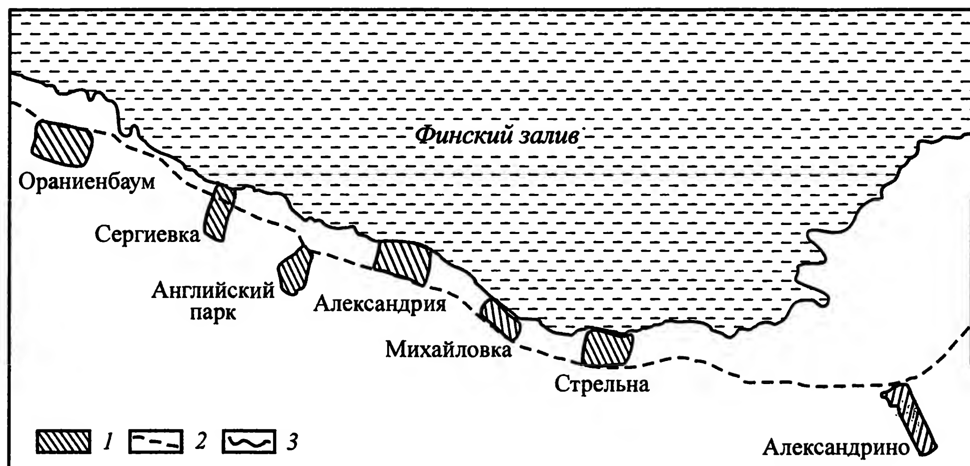


Схема расположения парков «Петергофской дороги» (С.-Петербург).
1 — территория парков, *2* — «Петергофская дорога», *3* — береговая линия.

шей степени. Классификация березняков в отличие от ельников еще не окончательно разработана, существует несколько различных классификаций. Достаточно часто описания лесов березовой формации даны в литературе при описании естественных процессов и лесоводственных методов восстановления коренных лесов, а также при рассмотрении возможностей сельскохозяйственного использования территорий, занятых мелколиственными лесами (Ниценко, 1956; Чмыр, 1977; Курнаев, 1979). Одна из наиболее полных систем березняков была предложена А. А. Ниценко на основе описаний, сделанных на территории Ленинградской обл. Эта система является исключительно дробной (1972). Выделены 13 групп ассоциаций. Во многих случаях разнообразие ассоциаций обусловлено экологическими свойствами видов, такими как рост и расселение клонов, занос семян из соседних сообществ. Поэтому в нашем исследовании уровень ассоциации А. А. Ниценко соответствует рангу социации. В. И. Василевич (1996, 1997) разделил все леса березовой формации Северо-Запада Европейской России на две группы ассоциаций: заболоченные и незаболоченные березняки, в пределах каждой группы выделив соответственно 5 ассоциаций заболоченных и 8 ассоциаций незаболоченных березняков. Каждая ассоциация включает 2—6 групп однородных описаний, на основе которых выделены субассоциации, соответствующие по рангу ассоциациям, предложенным А. А. Ниценко.

Вследствие того что коренная растительность парков «Петергофской дороги» представлена ельниками и отчасти сосняками, в нашей работе для березняков было бы целесообразно принять схему классификации производных лесов, аналогичную схеме коренных ельников, разработанной В. Н. Сукачевым и уже примененной нами. Однако такой подход объединил бы группы описаний без учета естественных процессов, протекающих при смене одних типов леса другими. Известно, что нельзя объединять в единый генетический ряд типы леса со сходным характером нижних ярусов, но разными древесными породами, так как при этом легко принять неглубокие изменения, ограниченные верхними горизонтами, за постоянные признаки условий местообитания (Ниценко, 1961). В результате нами была принята система В. И. Василевича (1996, 1997), не такая дробная, как классификация А. А. Ниценко (1972), основанная на случайных сочетаниях доминантов и субдоминатов травяного яруса. Принятая классификация наиболее полно охватывает

Представленность березняков в парках «Петергофской дороги»

Синтаксон	Парки					
	Ораниенбаум	Сергиевка	Английский парк	Александрия	Михайловка	Александрино
Группа ассоциаций березняки незаболоченные						
Асс. Березняк черничный	2	1	2	—	—	—
Асс. Березняк кисличный	2	1	1	—	—	—
Асс. Березняк неморальнотравный						
Субасс. Березняк снытевый	—	—	10	—	2	—
Субасс. Березняк звездчатковый	6	4	4	—	—	2
Субасс. Березняк гравилатовый	—	—	—	—	—	4
Субасс. Березняк папоротниковый	1	—	—	1	—	1
Субасс. Березняк кисличнонеморальный	—	4	1	—	—	—
Субасс. Березняк разнотравный	1	3	—	—	—	1
Асс. Березняк тростникововейниковый	1	1	3	—	—	—
Асс. Березняк олуговелый	2	—	6	—	—	—
Асс. Березняк влажнотравный	3	10	3	—	—	—
Группа ассоциаций березняки заболоченные						
Асс. Березняк седеющевейниковый	1	9	—	—	2	—
Асс. Березняк таволговый	2	—	5	—	5	—

Примечание. Арабские цифры — число описаний.

разнообразие березняков исследуемого района. В таблице приведены данные по представленности сообществ различных ассоциаций в каждом изученном нами парке.

ГРУППА АССОЦИАЦИЙ БЕРЕЗНЯКИ НЕЗАБОЛОЧЕННЫЕ

Асс. Березняк черничный

Выделены 4 социации: Betula pendula + B. pubescens + Picea abies + Quercus robur — Vaccinium myrtillus; Betula pendula + B. pubescens + Picea abies + Populus tremula — Vaccinium myrtillus; Betula pendula + B. pubescens + Pinus sylvestris + Quercus robur — Vaccinium myrtillus — Oxalis acetosella; Betula pendula + B. pubescens + Vaccinium myrtillus.

Сообщества занимают ровные участки со слабовыраженным микрорельефом и граничат с травяными ельниками и заболоченными березняками, реже с сообществами с доминированием в древостое широколиственных пород, а также с открытыми лугами.

Формулы древостоя 7Б2Е1Д + Ос, 8Б1С1Д, 10Б + Ос, сомкнутость 0.5—0.6. Средняя высота березы в I ярусе 9.6 м. Средний диаметр березы на высоте груди 29 см. Единично встречается подрост ели удовлетворительного состояния. Единично встречается угнетенный подрост березы, осины, черной и серой ольхи, дуба. Также отмечены ювенильные экземпляры ели и дуба.

Подлесок разрежен, сформирован в основном из *Sorbus aucuparia*,[1] *Frangula alnus*. Единично встречаются *Rubus idaeus*, *Salix caprea*, *Swida sanguinea*, *Ribes nigrum*.

Кустарничковый ярус формирует *Vaccinium myrtillus*, 15—35 %.[2] Единично встречается *Vaccinium vitis-idaea*. Ни в одном из описанных контуров черника не имеет достаточно сомкнутого покрова, что, возможно, связано с повышенной рекреационной нагрузкой на исследованные участки.

[1] Латинские названия сосудистых растений приводятся по С. К. Черепанову (1995).

[2] Далее в скобках приводится проективное покрытие видов.

Травяной покров: ОПП 65—80 %. Во всех контурах отмечены *Calamagrostis epigeios* (10—25 %), *Deschampsia caespitosa* (5—25 %), *Oxalis acetosella* (5—15 %), *Stellaria holostea* (10—25 %), *Aegopodium podagraria* (5—10 %), *Angelica sylvestris* (5—10 %), *Anthriscus sylvestris* (5 %), *Athyrium filix-femina*, *Chrysosplenium alternifolium*, *Lysimachia vulgaris*, *Majanthemum bifolium*, *Melampyrum pratense*, *Melica nutans*, *Trientalis europaea*, *Rubus saxatilis*, *Ranunculus repens*, *Urtica dioica*, *Viola riviniana*, *Potentilla erecta*, *Solidago virgaurea* (менее 5 %). Также отмечены *Equisetum sylvaticum*, *Dryopteris carthusiana*, *Fragaria vesca*, *Cardamine amara*, *Geranium sylvaticum*, *Luzula pilosa*, *Lysimachia nummularia*, *Veronica chamaedris*.

Синузия ранневесенних видов выражена, доминирует *Anemone nemorosa* (30—45 %), единично встречается обильно цветущий *Galeobdolon luteum*.

Моховой покров: менее 5 %, единично встречаются *Brachytecium rivulare*, *Pleurozium schreberi*. В микропонижениях более сырого контура, описанного в Сергиевке, встречаются небольшие куртинки *Sphagnum girgensohnii*.

По составу травяного покрова от всей выборки немного отличается дубово-елово-березняк разнотравно-черничный. Несмотря на выраженный кустарничковый ярус, представленный черникой, в травяном ярусе неморальные виды имеют более высокое проективное покрытие, а в ранневесенней синузии единично присутствует *Anemone ranunculoides*. Скорее всего, это связано с влиянием соседних сообществ с древостоем, сформированным широколиственными породами, а также высокой эдификаторной ролью дуба. Сильное варьирование проективного покрытия черники в различных сообществах березняков, находящихся на разных стадиях восстановления ельников, хорошо соответствует естественным процессам, протекающим в березняках данного региона. В естественных условиях березняки черничные возникают на месте ельников-черничников, и высокое обилие черники в них долго сохраняется; в дальнейшем она переходит в пристволовые синузии, но при появлении елового подроста эти пятна вновь расширяются и постепенно смыкаются (Ниценко, 1972). В парке Сергиевка процесс возобновления ели в березняках продвинулся дальше, в исследованном контуре был отмечен сильно разреженный второй ярус древостоя, сформированный елью. Черника распределена на территории этого контура более-менее равномерно, что, по-видимому, связано с наличием полога молодых елей, выравнивающего условия среды. В Английском парке вследствие регулярно проводимого пала ель возобновляется с трудом и только по невыгорающим сильно увлажненным в весенний период местам. Черника в сообществах асс. Березняки черничные сосредоточена в основном на пристволовых повышениях и в невыгорающих понижениях, а также на разрушенных пнях. На основе сравнения состава травяного покрова и степени участия видов описанные социации можно отнести к березнякам черничным гаревого происхождения. Известно, что в черничных березняках гаревого происхождения обильно развиваются *Melampyrum pratense*, *Deschampsia caespitosa*, *Solidago virgaurea*, а на первых фазах часто обилен *Calamagrostis epigeios* (Ниценко, 1972). По составу и сложению всех ярусов асс. Березняк черничный, описанная для парков, соответствует естественным сообществам, описанным для Ленинградской обл. В системе А. А. Ниценко (1972) нашей ассоциации соответствует ассоциация березняки черничные с дубравными видами мезофильной группы средних почв. В. И. Василевич (1996) выделил в асс. Березняк черничный субассоциацию березняк черничный богатый, имеющий большое количество дифференциальных видов, но в целом ассоциация носит чисто таежный характер. К. В. Зворыкина (1977) при исследовании березняков кислично-черничных на суглинистых почвах отмечает, что характерными видами этой ассоциации являются растения-доминанты бореально-таежного комплекса, находящиеся в условиях экологического и фитоценотического оптимума.

Отличие парковых сообществ асс. Березняк черничный от естественных сообществ заключается в большем участии травянистых неморальных видов, приуро-

ченных к более богатым почвам. Постоянное участие кислицы в травяном покрове исследуемых сообществ также свидетельствует об идущем процессе обогащения почв в результате длительного воздействия опада березы. При сравнении с более южными сообществами, описанными для Белоруссии (Юркевич, 1992), выявлены различия в составе и сложении подлеска (который хорошо развит и более разнообразен в южных березняках черничных), состав древостоя и возобновление древесных пород сходно с таковыми в парковых сообществах, а в травяном покрове доминируют виды бореально-таежной свиты. По составу травяного яруса парковые березняки черничные сближаются с березняками, производными от дубравы черничной, описанными в Полесье, где высокая продуктивность при небогатых почвах достигается за счет минерализованных грунтовых вод. Дубово-сосново-березняк кислично-черничный, описанный в парке Сергиевка, по составу доминантов и содоминантов травяного покрова близок к березняку кислично-черничниковому, описанному в Кингисеппском лесхозе Ленинградской обл. (Чмыр, 1977). Предшествующий тип леса в обоих случаях сероольшатник. Длительное воздействие опада ольхи обогатило почву и привело к появлению неморальных травянистых видов. Л. П. Рысин (1979) описал березняк с елью разнотравно-черничный, наиболее совпадающий по составу и строению с одним из выделенных нами контуров в парке Ораниенбаум: дубово-елово-березняком разнотравно-черничным, отличие состоит только в участии дуба в сложении первого яруса древостоя. Интересно отметить, что в сообществе, описанном Л. П. Рысиным для Восточного Подмосковья, в первом ярусе отсутствует дуб, однако встречены торчки дуба. Во всех наших описаниях присутствуют ювенильные экземпляры дуба, а также единично сильно угнетенный его подрост. Возможно, условия для возобновления дуба в парковых березняках черничных более благоприятны, чем условия в естественных сообществах Ленинградской обл.

Асс. Березняк кисличный

Выявлены 3 социации: Betula pendula + B. pubescens + Picea abies — Stellaria holostea — Oxalis acetosella; Betula pendula + B. pubescens — Oxalis acetosella; Betula pendula + B. pubescens — Stellaria holostea — Oxalis acetosella .

Сообщества расположены на немного пониженных, ровных участках со слабовыраженным микрорельефом и граничат с ельниками зеленомошной группы, щучковыми березняками и осинниками.

Формулы древостоя 10Б + С, Ос или 8Б2Е + С, сомкнутость 0.6. Средняя высота березы в I ярусе 10.4 м. Средний диаметр березы на высоте груди 32 см. Единично встречаются подрост ели и березы удовлетворительного состояния, ювенильные дуб, ель, клен. Также в Английском парке было отмечено пневое возобновление дуба: 5 побегов высотой 20 см от общего пня.

Подлесок редкий или отсутствует (в Английском парке), представлен *Frangula alnus*, *Sorbus aucuparia*, *Ribes alpinum*, *Rubus idaeus.*

Кустарничковый ярус не выражен. Единично встречаются *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea.*

Травяной покров: 75—85 %. Доминирует *Oxalis acetosella* (35—65 %), содоминант *Stellaria holostea* (15—30 %), также во всех контурах отмечены виды бореально-таежной свиты: *Majanthemum bifolium* (10—15 %), *Luzula pilosa* (5—10 %), *Rubus saxatilis* (5—10 %), *Pyrola rotundifolia*, *Solidago virgaurea*, *Trientalis europaea*, *Athyrium filix-femina* (менее 5 %). Из неморальной группы кроме звездчатки ланцетолистной встречены *Aegopodium podagraria* (5—10 %), *Stellaria nemorum*, *Viola riviniana*, *Melica nutans*, *Ranunculus cassubicus.*

В Сергиевке восточная часть контура занята сильно распространившимся заносным *Impatiens parviflora* (10 %).

В Ораниенбауме и Английском парке в осветленных участках отмечены *Deschampsia caespitosa* (5—10 %), *Festuca gigantea* (5—10 %), *Calamagrostis epigeios*, *Chrysosplenium alternifolium*, *Fragaria vesca*, *Glechoma hederacea*, *Leucanthemum vulgare*, *Veronica chamaedris* (менее 5 %). В июле заметный аспект дает *Chamaenerion angustifolium* (10—15 %).

Синузия ранневесенних видов выражена, доминирует *Anemone nemorosa* (30—65 %), *Galeobdolon luteum* (5—10 %). Покрытие *Pulmonaria obscura* значительно варьирует: от единичного участия в сообществах Ораниенбаума до 15 % в Сергиевке.

Моховой покров: 5—10 %, в основном сложен *Pleurozium schreberi*, реже *Brachythecium rivulare*. Встречаются куртинки *Dicranum scoparium*, *Plagiomnium ellipticum*.

Состав и сложение сообществ асс. Березняк кисличный, описанных в парках, в целом соответствует естественным сообществам Ленинградской обл. В системе А. А. Ниценко (1972) нашей ассоциации соответствует асс. Березняки кисличные с дубравными видами мезофильной группы средних почв. При сравнении парковых сообществ с березняками кисличными, формирующимися на месте ельников кисличных без прохождения вырубкой травяной стадии (Василевич, 1996), наибольшее сходство прослеживается с субасс. Березняк кисличный с неморальными видами, характерной для подзоны южной тайги и хвойно-широколиственных лесов. Однако благонадежный подрост ели, характерный для естественных сообществ и свидетельствующий об активно идущей смене типа леса, в Ораниенбауме и Английском парке отсутствует. В Ораниенбауме основные причины этого — регулярная расчистка и удаление возобновления ели, а также достаточно высокая рекреационная нагрузка. В Английском парке близко расположен регулярно выжигаемый весной участок, и каждую весну травяной покров в изученном контуре также значительно выгорает и, по-видимому, вместе с подростом ели. При сравнении с южными березняками (Юркевич, 1992) сходство ранневесенней синузии максимально, но древостой парковых сообществ значительно более упрощенный в отличие от сложного 2-ярусного древостоя березняков Полесья с участием 7 видов древесных пород. Состав подлеска парковых сообществ также значительно беднее, чем в южных березняках. В естественных сообществах, описанных для Ленинградской обл., подлесок может полностью отсутствовать (Чмыр, 1977). Наличие подлеска в описанных парковых сообществах свидетельствует о более разреженном древостое и более богатых почвах, чем в естественных условиях, характерных для Ленинградской обл.

Асс. Березняк неморальнотравный

В ассоциации выделено 6 субассоциаций.

Субасс. Березняк снытевый. Выявлено 7 социаций: Betula pendula + B. pubescens — Aegopodium podagraria + Geum rivale; Betula pendula + B. pubescens — Aegopodium podagraria; Betula pendula + + B. pubescens + Quercus robur — Aegopodium podagraria + Dactylis glomerata; Betula pendula + B. pubescens + Quercus robur — Aegopodium podagraria; Betula pendula + B. pubescens + Alnus glutinosa — Aegopodium podagraria + Fragaria moschata; Betula pendula + B. pubescens + Alnus glutinosa — Aegopodium podagraria + Stellaria hoiostea; Betula pendula + B. pubescens + Alnus glutinosa — Aegopodium podagraria.

Сообщества занимают пониженные территории, местами слабо пологие склоны с выровненным микрорельефом. Сообщества чередуются с черноольшатниками и осинниками таволговыми и папоротниковыми.

Формулы древостоя 10Б + Ос, 8Б2ОЧ + Ос, 7Б3Д + Ос, ОС, 7Б2ОЧ1Д, сомкнутость 0.6—0.7. В двух контурах отмечен разреженный второй ярус из клена. Средняя высота березы в I ярусе 10.2 м. Средний диаметр березы на высоте груди 28 см. Единично встречаются подрост клена и березы удовлетворительного состояния, серая и черная ольха, ювенильный дуб, клен. Единично встречается угнетенное возобновление ели. В Английском парке в черноольхово-березняке землянично-снытевом отмечен жизнеспособный подрост дуба высотой 2 м, средний диаметр у корневой шейки 4 см.

Подлесок хорошо развит, сомкнутый, 2-ярусный в большинстве контуров. Первый подъярус образован крупными экземплярами *Sorbus aucuparia* и *Padus avium*, а также подростом древесных пород, в основном клена, серой и черной ольхи. Второй подъярус сложен из *Ribes nigrum*, *Rubus idaeus*, *Salix aurita*, а также из значительно преобладающих кустарников-экзотов *Sorbaria sorbifolia*, *Swida sanguinea*, *Spiraea salicifolia*.

Кустарничковый ярус отсутствует.

Травяной покров: 100 %, исключая участки с плотным вторым подъярусом подлеска (50—65 %). Доминирует *Aegopodium podagraria* (45—80 %), содоминанты *Stellaria holostea* (10—35 %), *Geum rivale* (5—30 %), *Urtica dioica* (5—30 %), *Anthriscus sylvestris* (10—15 %), на участках с разреженным древостоем содоминирует *Dactylis glomerata* (5—30 %). Также постоянны *Dryopteris carthusiana* (10—15 %), *Oxalis acetosella* (5—10 %), *Filipendula ulmaria* (5—10 %), *Veronica chamaedris* (5—10 %),

Calamagrostis arundinacea, *Geranium sylvaticum*, *Lysimachia nummularia*, *Mycelis muralis*, *Melampyrum sylvaticum*, *Ranunculus acris*, *Chrysosplenium alternifolium*, *Circaea alpina* (менее 5 %). Во всех контурах Английского парка отмечена *Fragaria moschata* (от единичного нахождения до 35 %). Также только в снытевых березняках Английского парка отмечены *Stellaria nemorum*, *Calamagrostis canescens*, *Viola riviniana*, *Rubus saxatilis*, *Galium uliginosum*, *Ranunculus cassubicus*, *Milium effusum* (менее 5 %).

В Михайловке к прочим содоминантам присоединяется *Equisetum sylvaticum* (20—25 %), также встречаются *Impatiens parviflora* (5—10 %), *Calamagrostis canescens* (10 %), *Athyrium filix-femina*, *Pyrola rotundifolia* (менее 5 %).

Синузия эфемероидов выражена, доминирует *Anemone nemorosa* (25—55 %), единично встречаются *Anemone ranunculoides* и *Ficaria verna* (вдоль элементов дренажной системы).

Моховой покров: неравномерный, ОПП 10—25 %, чаще встречаются *Brachythecium rivulare* и *Polytrichum commune*, а также небольшие куртинки *Sphagnum girgensohnii* в микропонижениях. В Михайловке моховой покров более развит (35 %) и представлен *Rhodobryum roseum*.

Субасс. Березняк звездчатковый. Выявлено 8 социаций: Betula pendula + B. pubescens — Stellaria holostea; Betula pendula + B. pubescens + Picea abies — Stellaria holostea + Galeobdolon luteum; Betula pendula + B. pubescens + Quercus robur + Pinus sylvestris — Stellaria holostea + Aegopodium podagraria; Betula pendula + B. pubescens + Picea abies + Pinus sylvestris — Stellaria holostea; Betula pendula + + B. pubescens — Stellaria holostea + Deshampsia caespitosa; Betula pendula + B. pubescens — Stellaria holostea + Dactylis glomerata; Betula pendula + B. pubescens + Alnus glutinosa — Stellaria holostea; Betula pendula + B. pubescens + Pinus sylvestris — Stellaria holostea.

Сообщества расположены среди ельников и сообществ с древостоем, сформированным широколиственными породами, изредка граничат с березняками других групп, сосняками и лугами. Местоположение березняков звездчатковых очень разнообразно: на ровных участках или пологих склонах, микрорельеф от слабовыраженного до кочковатого.

Формулы древостоя 10Б + ОЧ, ОС, 8Б2Е + Ос, 8Б1Д1С + Л, 7Б2Е1С, 7Б3ОЧ + Ос, 6Б4С + ОС, сомкнутость 0.5—0.6. Средняя высота березы в I ярусе 18.3 м. Средний диаметр березы на высоте груди 31 см. Единично встречаются подрост липы, клена, березы, ели, серой и черной ольхи удовлетворительного состояния, ювенильный дуб, клен, ель. В Английском парке отмечено угнетенное возобновление *Fraxinus excelsior*.

Подлесок развит (куртинного типа), за исключением контуров, описанных в Александрино, где он отсутствует или очень разрежен. Сложен подлесок в основном *Frangula alnus*, *Sambucus racemosa*, *Sorbus aucuparia* и *Padus avium*. В Ораниенбауме также участвует *Swida sanguinea*, дающая плотные куртины с разреженным травостоем под ними.

Кустарничковый ярус отсутствует. Единично встречается *Vaccinium myrtillus*.

Травяной покров: 65—100 %, доминирует *Stellaria holostea* (30—65 %), содоминанты *Aegopodium podagraria* (5—30 %), *Fragaria moschata* (5—25 %), *Rubus saxatilis* (15—20 %). В трех контурах Сергиевки содоминирует *Deschampsia caespitosa* (20—30 %), в одном контуре Английского парка — *Dactylis glomerata* (25 %). Также во всех контурах отмечены *Urtica dioica* (5—10 %), *Anthriscus sylvestris* (10—15 %), *Geum rivale* (5—10 %), *Calamagrostis epigeios* (5—10 %), *Filipendula ulmaria* (5—10 %), *Ajuga reptans*, *Galium boreale*, *Glechoma hederacea*, *Chrysosplenium alternifolium*, *Oxalis acetosella*, *Potentilla heidenreichii*, *Poa trivialis*, *Solidago virgaurea*, *Veronica chamaedris*, *Equisetum sylvaticum*, *Vicia sepium*, *Viola riviniana* (менее 5 %).

В контурах Ораниенбаума также отмечены *Gymnocarpium dryopteris* (5—10 %), *Luzula pilosa*, *Circaea alpina*, *Crepis paludosa*, *Festuca gigantea*, *Viola mirabilis* (менее 5 %).

Синузия ранневесенних видов выражена, доминирует *Anemone nemorosa* (15—75 %), *Galeobdolon luteum* (5—35 %). Единично встречаются *Ficaria verna* и *Pulmonaria obscura*.

Моховой покров: 5—15 %, наиболее часто встречаются *Brachythecium rivulare* и *Rhodobryum roseum*, единично отмечены *Dicranum scoparium*, *Plagiomnium affine*, *Climacium dendroides*.

Субасс. Березняк гравилатовый. Выявлены 3 социации: Betula pendula + B. pubescens — Geum rivale; Betula pendula + B. pubescens — Geum rivale + Urtica dioica; Betula pendula + B. pubescens + Pinus sylvestris — Geum rivale.

Сообщества расположены в центральной части парка Александрино на относительно пониженных участках и граничат с сосняками и березняками звездчатковыми. Микрорельеф участков хорошо выражен.

Формулы древостоя 10Б + ОС, 7Б3С + Ос, сомкнутость 0.6. Средняя высота березы в I ярусе 12.8 м. Средний диаметр березы на высоте груди 22 см. Единично встречаются подрост клена удовлетворительного состояния, ювенильный дуб и клен.

Подлесок не развит, единично встречаются *Sambucus rasemosa*, *Sorbus aucuparia*.

Кустарничковый ярус отсутствует.

Травяной покров: 100 %. В первом подъярусе доминирует *Geum rivale* (45—70 %), содоминант *Urtica dioica* (5—30 %), также отмечены *Stellaria holostea* (10—15 %), *Aegopodium podagraria* (5—15 %), *Anthriscus sylvestris* (5—10 %), *Athyrium filix-femina* (10 %), *Filipendula ulmaria*, *Equisetum sylvaticum*, *Trollius europaeus*, *Calamagrostis canescens*, *Geranium sylvaticum* (менее 5 %).

Второй подъярус травяного покрова образован *Oxalis acetosella* (5—10 %), *Majanthemum bifolium* (5—10 %), *Viola riviniana* (10 %), *Chrysosplenium alternifolium*, *Lysimachia nummularia* (менее 5 %).

Синузия эфемероидов слабо выражена, представлена только *Anemone nemorosa* (5—15 %), единично встречается *Ficaria verna.*

Моховой покров не развит, единично встречаются *Brachythecium rivulare* и *Rhodobryum roseum*, в одном контуре в микропонижениях отмечены куртинки *Sphagnum girgensohnii.*

Субасс. Березняк папоротниковый. Выявлены 3 социации: Betula pendula + B. pubescens + Picea abies — Gymnocarpium dryopteris + Stellaria holostea; Betula pendula + B. pubescens — Dryopteris carthusiana + Aegopodium podagraria; Betula pendula + B. pubescens + Pinus sylvestris — Dryopteris carthusiana + Urtica dioica.

Сообщества граничат с ельниками различных групп, заболоченными дубняками. Местоположение относительно пониженное, микрорельеф кочковатый.

Формулы древостоя 8Б2Е + Ос, 10Б + Ос, Д, 8Б2С + ОС, сомкнутость 0.4—0.6. Средняя высота березы в I ярусе 17.4 м. Средний диаметр березы на высоте груди 37 см. В Александрии разреженный второй ярус древостоя сложен кленом, серой и черной ольхой. Благонадежный подрост древесных пород отмечен также только в Александрии. Единично встречены во всех контурах ювенильные экземпляры дуба. В Ораниенбауме также отмечено сильно угнетенное возобновление ели.

Подлесок средней сомкнутости (только в Александрино разрежен), сложен *Frangula alnus*, *Sorbus aucuparia*, *Rubus idaeus*, *Ribes alpinum*, на границе контуров нередка *Spiraea salicifolia.*

Кустарничковый ярус отсутствует. В Ораниенбауме единично встречаются *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea.*

Травяной покров: 60—80 %. Доминируют папоротники в сочетании с неморальными и нитрофильными видами крупнотравья: *Gymnocarpium dryopteris* (30 %), *Dryopteris carthusiana* (45—55 %), *Stellaria holostea*, *Anthriscus sylvestris*, *Urtica dioica* (5—25 %), *Aegopodium podagraria* (5—20 %), *Angelica sylvestris*, *Filipendula ulmaria*, *Trollius europaeus*, *Geum rivale* (5—10 %). Также отмечены *Dactylis glomerata*, *Alchemilla vulgaris*, *Ranunculus repens*, *Geranium sylvaticum*, *Lysimachia vulgaris*, *Trifolium repens*, *Calamagrostis canescens*, *Campanula latifolia*, *Chrysosplenium alternifolium*, *Cirsium heterophyllum*, *Lysimachia nummularia*, *Oxalis acetosella* (менее 5 %). Только в Александрии были отмечены *Polygonatum odoratum* и *Ajuga reptans* (менее 5 %).

Синузия ранневесенних видов выражена, представлена *Anemone nemorosa* (5—65 %), единично встречается *Ficaria verna.* В Александрии также отмечены *Anemone ranunculoides*, *Galeobdolon luteum*, *Corydalis solida*, *Gagea lutea* (менее 5 %), распределенные куртинками, в основном на приствольных повышениях.

Моховой покров: менее 10 %. В микропонижениях куртинки *Sphagnum girgensohnii*, реже *Rhodobryum roseum*. Единично встречаются *Brachythecium rivulare*, *Plagiomnium ellipticum.*

Субасс. Березняк кислично-неморальный. Выявлено 5 социаций: Betula pendula + B. pubescens + Quercus robur + Pinus sylvestris — Aegopodium podagraria + Geum rivale — Oxalis acetosella; Betula pendula + B. pubescens + Alnus glutinosa + Quercus robur — Galeobdolon luteum — Oxalis acetosella; Betula pendula + B. pubescens + Alnus glutinosa + Picea abies — Aegopodium podagraria + Galeobdolon luteum — Oxalis acetosella; Betula pendula + B. pubescens + Alnus glutinosa — Aegopodium podagraria + + Geum rivale + Filipendula ulmaria — Oxalis acetosella; Betula pendula + B. pubescens — Salix caprea — Aegopodium podagraria + Galeobdolon luteum + Filipendula ulmaria — Oxalis acetosella.

Сообщества занимают относительно ровные участки со слабовыраженным микрорельефом и ограничены черноольшатниками и березняками разнотравными, часто выходя на луг. Микрорельеф выражен слабо, в направлении Финского залива проявляется кочковатость.

Формулы древостоя 7Б2Д1С + Ос, ОЧ, 7Б2ОЧ1, 8Б1Е1ОЧ + Ос, 7Б3ОЧ + Е, 10Б + ОЧ, сомкнутость 0.5—0.7. Средняя высота березы в I ярусе 13.6 м. Средний диаметр березы на высоте груди 27 см. Единично встречается подрост клена, ели, серой и черной ольхи удовлетворительного состояния, ювенильные дуб, клен, ель. В черноольхово-березняке кислично-разнотравном, описанном в парке Сергиевка, в сложении всех ярусов принимает участие ель, единично выходя в первый ярус древостоя. Ювенильные особи ели дают 5 % ПП.

Подлесок средней сомкнутости, сложен *Frangula alnus*, *Sorbus aucuparia*, *Rubus idaeus*, *Salix caprea*, *Ribes nigrum.* В Английском парке описанный контур на всей площади имеет плотный подлесок из *Salix caprea.*

Кустарничковый ярус не развит, единично встречается *Vaccinium myrtillus.*

Травяной покров: 50—85 %. Доминирует *Oxalis acetosella* (35—45 %) в сочетании с неморальными видами: *Aegopodium podagraria* (5—25 %), *Geum rivale*, *Filipendula ulmaria* (5—15 %), *Stellaria holostea*, *Angelica sylvestris*, *Anthriscus sylvestris*, *Trollius europaeus* (5—10 %). Во всех контурах отмечена *Fragaria moschata* (5 %). Также отмечены *Dryopteris carthusiana* (от единичного обнаружения до 10 % в дубово-сосново-березняке кислично-разнотравном), *Geranium sylvaticum*, *Calamagrostis canescens*, *Chrysosplenium alternifolium*, *Lysimachia nummularia*, *Rubus saxatilis*, *Equisetum sylvaticum*, *Viola uliginosa*, *Impatiens parviflora* (менее 5 %). Единично встречаются *Milium effusum*, *Mycelis muralis*, *Viola ri-*

viniana, Poa trivialis, Urtica dioica, Veronica chamaedris, Solidago virgaurea, Circaea alpina, Majanthemum bifolium.

Синузия ранневесенних видов выражена, доминирует *Anemone nemorosa* (15—35 %), *A. ranunculoides* (5—10 %), *Galeobdolon luteum* (5—40 %). В елово-черноольхово-березняке кислично-разнотравном в парке Сергиевка также был отмечен *Gagea lutea.* Жизненность растений высокая, наблюдается активное распространение *Galeobdolon luteum* в соседние контура.

Моховой покров: 5—15 %. Встречаются *Pleurozium schreberi, Climacium dendroides, Plagiomnium affine, Polytrichum commune, Rhodobryum roseum.*

Разнотравная субассоциация. Выявлены 5 социаций: Betula pendula + B. pubescens + Quercus robur — Swida sanguinea — Aegopodium podagraria + Stellaria holostea + Geum rivale; Betula pendula + + B. pubescens + Alnus glutinosa + Quercus robur — Deschampsia caespitosa + Aegopodium podagraria + + Stellaria holostea; Betula pendula + B. pubescens + Quercus robur — Calamagrostis canescens + Aegopodium podagraria + Stellaria holostea; Betula pendula + B. pubescens + Populus tremula — Calamagrostis canescens + Stellaria holostea + Geum rivale; Betula pendula + B. pubescens + Alnus incana — Convallaria majalis + Anthriscus sylvestris + Geum rivale.

Сообщества граничат с контурами с преобладанием широколиственных пород в древостое. Местоположение ровное, иногда имеет слабый уклон в направлении Финского залива, микрорельеф выражен, встречаются понижения, в которых до второй декады июня застаивается вода.

Формулы древостоя 7Б3Д, 6Б2Д2ОЧ + ОЧ, 8Б2Д + Ос, 6Б3Ос1Д, сомкнутость 0.4—0.6. Средняя высота березы в I ярусе 17.3 м. Средний диаметр березы на высоте груди 23 см. Единично встречаются подрост ели, серой ольхи удовлетворительного состояния, угнетенный подрост дуба, ювенильные дуб и ель.

Подлесок развит, сложен *Frangula alnus, Sorbus aucuparia, Salix aurita, Sambucus rasemosa,* реже *Corylus avellana.* От прочих сообществ по составу подлеска отличается контур, описанный в Ораниенбауме, занятый разросшимся клоном *Swida sanguinea.*

Дубово-осиново-березняк седеющевейниково-разнотравный, описанный в Сергиевке, отличается наличием второго яруса ели (сомкнутость 0.5, средняя высота ели 9.7 м, средний диаметр 13 см, расположение куртинное) и более разреженным подлеском, где единично представлены *Frangula alnus, Sorbus aucuparia,* а также возобновлением древесных пород: дуба, клена, черной ольхи и березы (менее 5 %).

Кустарничковый ярус отсутствует.

Травяной покров: от 5 (в Ораниенбауме) до 85 %. Доминируют виды неморального крупнотравья с участием массовых для данной территории видов: *Deschampsia caespitosa* (до 35 %), *Calamagrostis canescens* (до 30 %), *Aegopodium podagraria* (до 25 %), *Stellaria holostea* (до 15 %), *Geum rivale, Filipendula ulmaria, Lathyrus vernus, Geranium sylvaticum* (5—10 %), также отмечены *Festuca gigantea, Convallaria majalis, Fragaria moschata, Anthriscus sylvestris, Stellaria nemorum, Viola riviniana, Urtica dioica, Rubus saxatilis, Lysimachia vulgaris, Trollius europaeus, Impatiens parviflora* (менее 5 %). Также отмечены *Pyrola rotundifolia, Hypericum perforatum, Viola mirabilis, Oxalis acetosella, Linaea borealis, Luzula pilosa, Majanthemum bifolium.*

Синузия ранневесенних видов заметно выражена. Доминирует *Anemone nemorosa* (5—85 %), *A. ranunculoides* (5—15 %), *Mercurialis perennis* (5—10 %), *Galeobdolon luteum* (5—10 %), единично встречается *Ficaria verna.*

Моховой покров: 5—15 %. Отмечены *Pleurozium schreberi, Brachythecium rivulare, Dicranum scoparium, Rhodobryum roseum, Plagiomnium affine.*

Несмотря на постоянное участие щучки и вейника седеющего, описанные сообщества не были включены в асс. Березняк влажнотравный вследствие значительной роли неморальных видов в травяном покрове этих сообществ.

Сероольхово-березняк ландышево-разнотравный, расположенный в глубине паркового массива верхней террасы усадьбы Александрино, отличается от остальной выборки. Сообщество занимает ровный участок, ограниченный пешеходными тропами, что, возможно, препятствует более активному распространению клонов в соседние участки крапивно-гравилатовых березняков. Это сообщество можно рассматривать как стадию олуговения кисличных мезофильных березняков средних почв по классификационной схеме А. А. Ниценко. Появление широколистного разнотравья (*Geranium sylvaticum, Convallaria majalis*) свидетельствует о начале процесса олуговения, на следующей стадии которого примешиваются злаки (*Dactylis glomerata*) (Ниценко, 1972). Наличие *Oxalis acetosella* не позволяет отнести нам эту социацию к группе олуговелых мезофильных березняков богатых почв. Заметное участие в травяном покрове видов богатых почв связано с длительным воз-

действием опада березы и частично серой ольхи, поэтому в данном случае богатство почв по отношению к флористическому составу сообщества вторично, о чем свидетельствует история парка.

Выделенная нами асс. Березняки неморальнотравные в системе А. А. Ниценко (1972) соответствуют сборной асс. Березняки широкотравные дубравного типа группы мезофильных березняков богатых почв, сменяющих неморальные ельники и широколиственные леса. Для всех описанных сообществ характерно постоянное высокое участие в сложении травяного покрова таких неморальных видов с относительно широкой экологической амплитудой, как *Aegopodium podagraria* и *Stellaria holostea.* Для березняков неморальнотравных, описанных в парке Ораниенбаум и Английском парке, также характерны виды богатых почв *Anthriscus sylvestris*, *Geum rivale*, *Urtica dioica*, *Filipendula ulmaria.* Как и в естественных сообществах, в парковых при большем богатстве почв намечается переход к нитрофильным березнякам, что видно при сравнении описаний различных парков. Описанный в Ораниенбауме дубово-березняк свидиново-редкотравный по составу и сложению наиболее сходен с описанным для Беларуси березняком снытевым, производным от дубравы снытевой (Юркевич, 1992). Березняки снытевые из неморальнотравной ассоциации сходны с березняками снытево-разнотравными, производными от еловых лесов, описанными для подзоны южной тайги (Чмыр, 1977). Различие выявляется в значительно более выраженной синузии эфемероидов и раннецветущих видов. Березняки снытевые и снытево-полевицевые в восточной части Ленинградской обл. встречаются на склонах и приурочены к хорошо дренированным территориям (Ипатов, 1960), в естественных условиях для них характерно участие звездчатки и ветреницы дубравных. При умеренном выпасе в естественных условиях увеличивается участие *Fragaria vesca* и особенно часто при процессе олуговения мезофильных березняков средних почв Ленинградской обл. встречаются землянично-полевицевые березняки (Ниценко, 1972). Регулярный выпас в Английском парке привел к формированию не встречающегося в естественных условиях сообщества с сочетанием злаков с широкой экологической амплитудой, неморальных видов и *Fragaria moschata.* Березняки гравилатовой субассоциации нередки для Ленинградской обл. на ранней стадии олуговения гидрофильных березняков при выпасе или сенокошении, связанном с поверхностным осушением (Ниценко, 1972). То, что все описания гравилатовой субассоциации были сделаны в парке Александрино, связано с длительным обводнением территории в послевоенные годы, когда была разрушена дренажная система, и последующими мероприятиями по осушению, проводившимися в конце 1980-х—начале 1990-х годов. Папоротниковые березняки с участием неморального широкотравья встречены в парковых массивах на пониженных участках на границе с другими папоротниковыми сообществами и испытывают их значительное влияние, но в целом наиболее сходны по составу ранневесенней синузии с березняками папоротниковыми, производными от дубравы кочедыжниковой (Юркевич, 1992). Особенно флористически богато сообщество, описанное в парке Александрия, что, возможно, связано с относительно большой площадью выдела (и, как следствие, уменьшением пограничного влияния соседних сообществ), а также низкой сомкнутостью и большим возрастом древостоя. Опад березы обогащает почву азотом и кальцием, поэтому средообразующее влияние березы весьма велико. Длительное существование березового древостоя в этих контурах улучшило условия произрастания для относительно требовательных неморальных видов. В Ораниенбауме смена березы елью продвинулась дальше, и вследствие затенения и влияния закисляющего почву опада хвои наблюдается меньшее участие неморальных видов в травяном покрове. Полученную группу

описаний асс. Березняки неморальнотравные можно разделить на 2: описания, выполненные в парке Сергиевка, и описания прочих парков. Состав и сложение древесного полога и травяного покрова неморальнотравных березняков, описанных в парке Сергиевка, сходны с березняками вейниково-снытевыми, сформировавшимися на ольшатниках (Чмыр, 1977). Большинство сообществ, описания которых выполнены в парке Сергиевка, имеют тенденцию к переходу в вейниковые березняки и характерны для более бедных почв. Постоянное участие *Deschampsia caespitosa* в сложении травяного покрова сообществ асс. Березняки неморальнотравные указывает на некоторую застойность увлажнения. Остальные сообщества в целом сходны с березняками неморальными, описанными для подзоны южной тайги (Зворыкина, 1977), для которых характерны хорошо выраженная синузиальность во времени, сочетание неморальных эфемероидов и гемиэфемероидов с таежным мелкотравьем, а также участие гигромезофильного и нитрофильного разнотравья. Для парковых сообществ, как и для естественных, характерны неморальные виды (*Aegopodium podagraria*, *Stellaria holostea*, *Ranunculus cassubicus*, *Lathyrus vernus*, *Viola mirabilis*), «подтаежные» виды, приуроченные к южной тайге и не имеющие фитоценотического оптимума в широколиственных лесах (*Ajuga reptans*, *Viola riviniana*, *Paris quadrifolia*), бореальные виды (*Oxalis acetosella*, *Majanthemum bifolium*, *Solidago virgaurea*, *Equisetum sylvaticum*) и виды осветленных мелколиственных лесов (*Convallaria majalis*, *Rubus saxatilis*, *Veronica chamaedris*, *Fragaria vesca*, *Deschampsia caespitosa*). Наиболее структура и флористический состав сообществ асс. Березняки неморальнотравные сходны с таковыми, описанными для Северо-Запада Европейской России В. И. Василевичем (1996).

Ассоциация Березняк тростникововейниковый

Выявлены 4 социации: Betula pendula + B. pubescens — Acer platanoides — Calamagrostis arundinacea; Betula pendula + B. pubescens + Picea abies — Calamagrostis arundinacea — Aegopodium podagraria + Stellaria holostea; Betula pendula + B. pubescens — Calamagrostis arundinacea — Stellaria holostea; Betula pendula + B. pubescens — Calamagrostis arundinacea.

Сообщества граничат с ельниками и березо-ельниками кисличными. Местоположение ровное, реже имеет слабый уклон, микрорельеф от слабо выраженного до выраженного.

Формулы древостоя 10Б + Ос, ОС, 8Б2Е + Ос, 10Б + ОЧ, сомкнутость 0.6. Средняя высота березы в I ярусе 16.2 м. Средний диаметр березы на высоте груди 21 см. Единично встречаются подрост дуба, серой и черной ольхи удовлетворительного состояния, ювенильные дуб и ель. В Английском парке отмечено пневое возобновление дуба. По характеристикам древесного полога сообщество, описанное в Ораниенбауме, отличается от остальных. Древостой моложе, за последние пять лет подвергался расчистке. Сомкнутость 0.6. Средняя высота березы в I ярусе 9.1 м. Средний диаметр березы на высоте груди 13 см. В этом контуре отмечен обильный подрост клена, формирующий самостоятельный ярус сомкнутостью 0.3, а также возобновление клена (10 %).

Подлесок сомкнутый, сложен *Padus avium*, *Frangula alnus*, *Sorbus aucuparia*, *Rubus idaeus*. Изредка встречаются плотные куртины *Spiraea salicifolia* и *Swida sanguinea*.

Кустарничковый ярус не развит, единично встречается *Vaccinium myrtillus*.

Травяной покров: 35—80 %. Доминирует *Calamagrostis arundinacea* (30—65 %), постоянный содоминант *Stellaria holostea* (25—35 %), также постоянны *Aegopodium podagraria* (5—15 %), *Angelica sylvestris*, *Ranunculus cassubicus*, *Melampyrum sylvaticum*, *Anthriscus sylvestris* (5—10 %), *Milium effusum*, *Deschampsia caespitosa*, *Melica nutans*, *Trientalis europaea*, *Lysimachia vulgaris*, *Oxalis acetosella*, *Luzula pilosa*, *Solidago virgaurea*, *Pyrola rotundifolia*, *Calamagrostis epigeios* (менее 5 %). В осветленных участках появляются *Chamaenerion angustifolium* (10—15 %), *Potentilla heidenreichii*, *Fragaria moschata* (5—10 %).

Ранневесенняя синузия выражена, представлена *Anemone nemorosa* (5—25 %), *A. ranunculoides* (5—10 %), единично встречаются *Ficaria verna* и *Galeobdolon luteum*.

Моховой покров: 5—10 %, сложен *Rhodobryum roseum*, также отмечены *Polytrichum commune*, *Brachytecium rivulare*, в микропонижениях изредка *Sphagnum girgensohnii*.

Сообщества этой ассоциации соответствуют березнякам вейниковым с дубравными видами, образующимся в южных кисличных березняках при регулярном вы-

горании (Ниценко, 1972), что объясняется местоположением описанных контуров: в Английском парке это места кострищ, в Ораниенбауме окраина парка, где также разводится огонь. Сообщества также сходны с березняками вейниково-лесными, встречающимися в восточных районах Ленинградской обл. на участках с обогащенными почвами (Ипатов, 1960). Неморальное разнотравье индицирует более благоприятные условия, но таежное мелкотравье также постоянно во всех описанных контурах, что характерно и для естественных сообществ. По данным В. И. Василевича, такое сочетание травянистых видов характерно для приспевающих и спелых березняков, в которых почва обогащена опадом. Это самый распространенный тип березняков подзоны южной тайги (Василевич, 1996). Тем не менее два вида, выделенные как доминирующие в естественных сообществах этой ассоциации — *Pteridium aquilinum* и *Convallaria majalis* — в парковых сообществах не представлены, что, возможно, обусловлено составом окружающих сообществ, в которых эти виды также отсутствуют.

Асс. Березняк олуговелый

Выявлены 4 социации: Betula pendula + B. pubescens — Alopecurus pratensis + Poa pratensis + Dactylis glomerata; Betula pendula + B. pubescens + Acer platanoides — Alopecurus pratensis + Galium album + G. boreale; Betula pendula + B. pubescens — Festuca pratensis + Fragaria moschata; Betula pendula + B. pubescens — Festuca pratensis .

Сообщества расположены на ровных участках с невыраженным микрорельефом, реже на склонах с хорошо выраженным микрорельефом и чередуются с открытыми пространствами, реже граничат с сообществами с участием широколиственных пород в древостое и березняками неморальнотравными.

Формулы древостоя 10Б + Ос, 10Б + К, 7Б3К + Ос, сомкнутость 0.4—0.5. Средняя высота березы в I ярусе 15.7 м. Средний диаметр березы на высоте груди 29 см. Единично встречаются угнетенный подрост дуба, ювенильные дуб и клен.

Подлесок не развит, единично встречаются *Sorbus aucuparia*, *Spiraea salicifolia*, *Rubus idaeus*.

Кустарничковый ярус отсутствует.

Травяной покров: 100 %, в большинстве описаний заметную роль играют *Alopecurus pratensis* (15—65 %), *Festuca pratensis* (10—80 %), *Dactylis glomerata* (5—25 %), также постоянны *Chamaenerion angustifolium* (5—35 %), *Fragaria moschata* (5—15 %), *Galium album* (от единичного обнаружения до 20 %), *G. boreale* (от единичного обнаружения до 15 %), *Anthriscus sylvestris* (10—15 %), *Achillea millefolium*, *Geranium sylvaticum*, *Deschampsia caespitosa* (5—15 %), *Trifolium repens*, *T. montanum*, *Potentilla heidenreichii*, *Poa pratensis*, *Cirsium heterophyllum*, *Fragaria vesca*, *Alchemilla vulgaris*, *Veronica chamaedris*, *Viola riviniana* (5—10 %), *Glechoma hederacea*, *Aegopodium podagraria*, *Melampyrum sylvaticum* (менее 5 %), единично *Stellaria holostea*, *Calamagrostis epigeios*, *Trollius europaeus*.

В сообществе, описанном в Ораниенбауме, небольшое понижение в центре контура занято *Calla palustris* (внутри пятна 80 %) с участием *Carex acuta* (5 %).

Ранневесенняя синузия не выражена, единично встречаются *Anemone nemorosa*, *A. ranunculoides*, *Ficaria verna*.

Моховой покров: менее 5 %, отмечены *Brachythecium rivulare*, *Rhodobryum roseum*.

Описанные сообщества в системе А. А. Ниценко (1972) соответствуют группе ассоциаций олуговелые мезофильные березняки средних почв, состав сообществ которой в каждом отдельном случае зависит от предшествующей стадии и степени влияния сенокосно-пастбищного режима. В естественных условиях в результате прохождения вырубкой стадии олуговения при медленном зарастании березой и продолжающемся выпасе формируются олуговелые леса, не имеющие аналогов в других лесных формациях. Березняки олуговелые, описанные для Северо-Запада Европейской России и приуроченные к подзоне хвойно-широколиственных лесов (Василевич, 1996), имеют постоянные опушечно-полянные виды, но и лесные виды также играют значительную роль в травяном покрове этих сообществ. Состав и сложение парковых олуговелых березняков сходны с естественными сообществами, встречающимися в подзоне хвойно-широколиственных лесов.

Асс. Березняк влажнотравный

Выявлено 11 социаций: Betula pendula + B. pubescens + Quercus robur — Equisetum sylvaticum; Betula pendula + B. pubescens + Picea abies — Equisetum sylvaticum; Betula pendula + B. pubescens — Salix caprea — Dryopteris carthusiana + Equisetum sylvaticum; Betula pendula + B. pubescens — Deschampsia caespitosa; Betula pendula + B. pubescens + Quercus robur + Picea abies — Deschampsia caespitosa; Betula pendula + B. pubescens + Quercus robur + Populus tremula — Deschampsia caespitosa; Betula pendula + + B. pubescens + Picea abies + Populus tremula — Deschampsia caespitosa — Oxalis acetosella; Betula pendula + B. pubescens + Pinus sylvestris — Deschampsia caespitosa — Oxalis acetosella; Betula pendula + + B. pubescens + Populus tremula — Deschampsia caespitosa + Calamagrostis canescens; Betula pendula + + B. pubescens + Alnus glutinosa — Deschampsia caespitosa; Betula pendula + B. pubescens + Alnus glutinosa — Equisetum sylvaticum.

Сообщества расположены преимущественно на нижних террасах парков в пониженных ровных местах, также на сырых склонах, с хорошо выраженным микрорельефом, и граничат с березо-ельниками, осинниками, черноольшатниками, иногда выходят на влажные луга.

Формулы древостоя 10Б + Ос, 9Б1ОЧ, 7Б3Д + ОЧ, 7Б3Е + Ос, 7Б2Д1Ос, 6Б2Д2Е, 8Б2С, 8Б1Е1Ос, сомкнутость 0.4—0.5. Средняя высота березы в I ярусе 18.1 м. Средний диаметр березы на высоте груди 32 см. Единично встречаются подрост дуба и черной ольхи, ювенильные ель, липа, серая и черная ольха, дуб и клен.

Подлесок средней сомкнутости, куртинного типа, сложен *Sorbus aucuparia*, *Rubus idaeus*, *Sambucus racemosa*, *Ribes nigrum*, *Swida sanguinea*, *Frangula alnus*.

Березняк с ивой щитовниково-хвощовый, описанный в Ораниенбауме, не имеет сомкнутого древесного полога, старовозрастные березы расположены изолированно друг от друга над сомкнутым подлеском из *Salix caprea*. В древостое участвуют сосны и клены, а также посадки *Salix fragilis*, участвующей в подлеске и единично выходящей в I ярус.

Травяной покров: 65—90 %. Основными доминантами являются *Equisetum sylvaticum* (10—65 %), *Deschampsia caespitosa* (5—70 %), *Oxalis acetosella* (5—35 %). Также постоянны *Calamagrostis canescens* (5—25 %), *Stellaria holostea*, *Dactylis glomerata* (5—10 %), *Ranunculus repens*, *Lysimachia vulgaris*, *Viola mirabilis*, *V. uliginosa*, *Filipendula ulmaria*, *Fragaria moschata*, *Trollius europaeus*, *Urtica dioica* (менее 5 %). Единично встречаются *Stellaria nemorum*, *Ranunculus cassubicus*, *Carex nigra*. В Ораниенбауме также отмечены *Impatiens noli-tangere* (5—10 %), *Reynoutria sachalinensis* куртинами (5 %).

Синузия ранневесенних видов выражена, представлена *Anemone nemorosa* (5—25 %), *Galeobdolon luteum* (5—20 %), единично встречаются *Anemone ranunculoides*, *Ficaria verna*.

Моховой покров: менее 5 %, отмечены *Climacium dendroides*, *Rhodobryum roseum*, *Polytrichum commune*, в микропонижениях *Sphagnum girgensohnii*.

Эта ассоциация не имеет аналогов в литературе, описание было встречено только у В. И. Василевича (1996) как характерное для средней тайги, реже южной тайги. От естественных сообществ парковые березняки влажнотравные отличаются более сложным древостоем с участием широколиственных пород и развитым флористически богатым подлеском. Парковые сообщества, как и естественные, хорошо дифференцируются на 2 группы: влажнотравный щучковый и влажнотравный хвощовый березняк, но имеют значительно большее разнообразие неморальных видов. Выраженность ранневесенней синузии более значительна, чем в естественных сообществах.

ГРУППА АССОЦИАЦИЙ БЕРЕЗНЯКИ ЗАБОЛОЧЕННЫЕ

Асс. Березняк седеющевейниковый

Выявлено 5 социаций: Betula pendula + B. pubescens — Calamagrostis canescens; Betula pendula + + B. pubescens + Picea abies — Calamagrostis canescens; Betula pendula + B. pubescens + Populus tremula + Pinus sylvestris — Calamagrostis canescens; Betula pendula + B. pubescens + Pinus sylvestris — Calamagrostis canescens; Betula pendula + B. pubescens + Populus tremula — Calamagrostis canescens.

Сообщества расположены на ровных пониженных участках со слабым уклоном и прилегают к протокам или граничат с ельниками и березняками, реже сообществами, в древостое которых доминируют широколиственные породы, иногда примыкают к болотам и лугам.

Формулы древостоя 10Б + Е, Ос, 8Б2Е + Ос, 7Б3С, 7Б2Ос1С, 6Б4Ос, сомкнутость 0.5. Средняя высота березы в I ярусе 16.9 м. Средний диаметр березы на высоте груди 23 см. В Михайловке древостой березняка седеющевейниково-разнотравного более молодой: средняя высота березы в I ярусе 12.1 м, средний диаметр березы на высоте груди 14 см. Во всех контурах березняков седеющевейниковых, описанных в Сергиевке, отмечен сильно разреженный второй ярус из ели, сомкнутость 0.2,

расположение куртинное. Средняя высота ели 9.2 м, средний диаметр 11 см. В Михайловке отмечен второй ярус из клена: средняя высота клена 8.4 м, средний диаметр клена на высоте груди 9 см.

Единично встречаются подрост дуба и черной ольхи, ювенильные ель, черная ольха, дуб и клен. В Сергиевке и Михайловке отмечено возобновление сосны неудовлетворительного состояния. В двух контурах, описанных в Сергиевке, отмечено удовлетворительное возобновление дуба 5—10 %.

Подлесок плотный или средней сомкнутости, верхний ярус сложен *Sorbus aucuparia*, *Amelanchier spicata* и *Padus avium* в сочетании с подростом древесных пород, нижний ярус подлеска очень разнообразен: *Ribes nigrum*, *Sambucus racemosa*, *Rubus idaeus*, *Salix caprea*, *Frangula alnus*, *Swida sanguinea*. В Сергиевке подлесок разрежен или отсутствует, что, возможно, связано с влиянием подроста ели.

Кустарничковый ярус отсутствует, единично встречается *Vaccinium myrtillus*.

Травяной покров: 45—95 %. Доминирует *Calamagrostis canescens* (45—85 %), постоянны *Stellaria holostea*, *Aegopodium podagraria*, *Solidago virgaurea*, *Deschampsia caespitosa*, *Ranunculus repens*, *Anthriscus sylvestris*, *Filipendula ulmaria* (5—10 %), *Oxalis acetosella*, *Viola uliginosa*, *Lysimachia vulgaris*, *L. nummularia*, *Chrysosplenium alternifolium*, *Fragaria moschata*, *Dactylis glomerata* (менее 5 %). Единично встречаются *Viola riviniana*, *Calamagrostis arundinacea*, *Luzula pilosa*, *Majanthemum bifolium*, *Milium effusum*, *Angelica sylvestris*, *Galium uliginosum*, *Dryopteris filix-mas*, *Equisetum sylvaticum*. В Сергиевке постоянно присутствует *Impatiens parviflora* (менее 5 %), в контурах на склонах куртинки — *Carex acuta* и *Carex nigra*. В Михайловке на осветленных участках дренажной системы отмечены *Festuca pratensis* и *Alopecurus geniculatus* (менее 5 %).

Синузия ранневесенних видов выражена. Наиболее обильна *Anemone nemorosa* (25—55 %), также встречается *Galeobdolon luteum* (от единичного нахождения до 15 %), единично встречается *Ficaria verna*.

Моховой покров: 10—25 %. Постоянны *Pleurozium schreberi*, *Plagiomnium affine*, *Sphagnum girgensohnii*. Единично встречается *Dicranum scoparium*. В Михайловке значительное участие принимает *Rhodobryum roseum* (15 %).

Сообщества этой ассоциации по составу и развитости подлеска, а также по успешному возобновлению ели и составу основных видов травяного покрова сходны с березняком вейниково-гигрофильно-разнотравным, описанным для Восточного Подмосковья (Рысин, 1979). Появление *Stellaria holostea* и *Galeobdolon luteum* в подмосковных сообществах носит случайный характер, в то время как в парковых березняках серовейниковых эти виды постоянны. Также для естественных сообществ на широте Подмосковья характерны различные осоки, в парковых представленные не так широко. Естественные березняки седеющевейниковые, описанные для более северных районов (Гаврилов, Карпов, 1962), не имеют такого обилия неморальных видов, как парковые. Березняк с *Calamagrostis canescens* описан для Северо-Запада Европейской России как длительнопроизводное сообщество, где виды суходольных лесов играют значительную роль (Василевич, 1997). От естественных сообществ парковые березняки седеющевейниковые отличаются флористически богатым сомкнутым подлеском. Сообщество сосново-березняк сфагново-седеющевейниковый, описанный в Сергиевке, соответствует гигрофильной субассоциации и отличается от остальной выборки значительным участием сфагнов. Прочие сообщества относятся к черничной субассоциации, для которой характерны виды незаболоченных лесов, с той разницей, что кустарниковый ярус не развит. Ланцетновейниковые березняки группы гидрофильных березняков (с *C. canescens*, в старой номенклатуре *C. lanceolata*) (Ниценко, 1972) в естественных условиях связаны с бедными почвами, в них синузии повышений носят кисличный или черничный характер, но редко неморальный, а в парковых сообществах неморальные виды постоянны. Если проводить сравнение с мезофильными березняками средних почв, то наблюдается сходство травяного покрова парковых березняков седеющевейниковых и естественных березняков вейниковых с неморальными видами. Отличие состоит в том, что у А. А. Ниценко описаны березняки с двумя видами вейника (*Calamagrostis arundinacea* и *C. epigeios*), нередко растущими в смеси. В парковых сообществах высокое обилие *C. canescens*, приуроченного к более влажным местообитаням, чем другие виды вейника, вероятнее всего, вызвано недостаточной дре-

нированностью территории, что подтверждается местоположением участков, где были сделаны описания. В Ораниенбауме и Сергиевке это заболоченные окраины парков или приручьевые участки, в Михайловке все описания березняков седеющевейниковых сделаны на нижней террасе, страдающей от постоянного избыточного увлажнения. Таким образом, можно предположить, что *Calamagrostis canescens* в этих сообществах замещает менее влаголюбивые виды вейника. Постоянное участие *Fragaria moschata*, замещающей характерную для южных березняков *F. viridis*, также свидетельствует о приближенности структуры парковых березняков к южным сообществам, но с участием замещающих видов другого экологического диапазона, в частности по шкале увлажнения. При сравнении парковых сообществ с березняками вейниково-ланцетными, описанными для восточных районов Ленинградской обл. (Ипатов, 1960), выявляется значительно большее богатство парковых сообществ за счет кустарников, образующих подлесок, и травянистых видов неморальной группы. Характерное для естественных сообществ пятнистое сложение травяного яруса в парках выражено очень слабо. Постоянные в березняках вейниково-ланцетных черника и брусника в парковых березняках седеющевейниковых редки или отсутствуют.

Асс. Березняк таволговый

Выявлено 7 социаций: Betula pendula + B. pubescens — Filipendula ulmaria ; Betula pendula + B. pubescens — Filipendula ulmaria + Chamaenerion angustifolium; Betula pendula + B. pubescens + Acer platanoides + Quercus robur — Filipendula ulmaria; Betula pendula + B. pubescens + Picea abies — Filipendula ulmaria; Betula pendula + B. pubescens + Alnus glutinosa — Filipendula ulmaria + Geum rivale; Betula pendula + B. pubescens + Alnus glutinosa — Filipendula ulmaria + Aegopodium podagraria; Betula pendula + + B. pubescens + Populus tremula — Filipendula ulmaria.

Сообщества граничат с влажнотравными и олуговелыми березняками и сообществами с преобладанием широколиственных пород в древостое, иногда выходят на луга. Местоположение пониженное, микрорельеф может различаться даже внутри контура: от ровного с фрагментами, покрытыми опадом, до кочковатого. Увлажнение избыточное, до конца июня в микропонижениях стоит вода.

Формулы древостоя 10Б + Ос, ОЧ, 6Б2Д2К, 7Б3Е, 6Б4Ос, 7Б3ОЧ, сомкнутость 0.4—0.6. Средняя высота березы в I ярусе 16.2 м. Средний диаметр березы на высоте груди 19 см. В Михайловке древостой черноольхово-березняка снытево-таволгового более сомкнутый (0.7), средняя высота березы 10.3 м, средний диаметр березы на высоте груди 12 см. Подрост древесных пород (ель, дуб, черная ольха, клен, береза) встречается единично, угнетенного состояния, в Михайловке клен и черная ольха удовлетворительного состояния, посадки сосны неудовлетворительного состояния. Во всех контурах отмечен ювенильный дуб.

Подлесок развит, средней сомкнутости, сложен *Sorbus aucuparia*, *Frangula alnus*, *Salix caprea*, в Ораниенбауме *Swida sanguinea.*

Кустарничковый ярус не развит.

Травяной покров: 30—75 %. Доминирует *Filipendula ulmaria* (10—65 %), содоминанты *Geum rivale* и *Aegopodium podagraria* (5—35 %), а также *Equisetum sylvaticum* (от единичного нахождения до 30 %). Постоянны *Oxalis acetosella* (5—20 %), которая на некоторых участках формирует разреженный второй ярус травостоя, *Dryopteris carthusiana*, *Urtica dioica*, *Chrysosplenium alternifolium* (5—10 %), *Crepis paludosa*, *Athyrium filix-femina* (менее 5 %). Единично отмечены *Calamagrostis canescens*, *Mycelis muralis*, *Dryopteris filix-mas*, *Ranunculus repens*, *Anthriscus sylvestris*. В Михайловке отмечены *Calla palustris*, *Thalictrum aquilegifolium*, *Carex acuta*, *C. digitata*, *C. nigra*, на краю контуров в осветленных участках *Impatiens noli-tangere* (5 %). В Ораниенбауме единично отмечены *Reynoutria sachalinensis*, *Pyrola rotundifolia* и *Stellaria nemorum.*

Синузия ранневесенних видов не выражена, единично встречаются *Anemone nemorosa* и *Galeobdolon luteum* низкой жизненности.

Моховой покров: 5—15 %, отмечены *Pleurozium schreberi*, *Dicranum scoparium*, *Climacium dendroides*, в Михайловке *Rhodobryum roseum.*

Сообщество елово-березняк хвощово-таволговый с участием в травяном покрове *Athyrium filix-femina* (10 %), можно отнести по системе В. И. Василевича (1997) к атириевой субассоциации, что, по-видимому, обусловлено влиянием соседнего сообщества елово-липово-кленовником хвощово-кочедыжниковым. Остальные опи-

сания были разделены нами на две группы: гигрофильная и олуговелая. К первой группе отнесены все описания Михайловки, одно описание Ораниенбаума, а также описания с преобладанием характерных видов таволговых березняков, выполненные в Английском парке. Ко второй группе отнесены два описания с участием видов осветленных лесов и луговых видов, выполненные в Английском парке, в которых интенсивный июльский аспект дает *Chamaenerion angustifolium* (10—15 %). В этих контурах также были отмечены *Deschampsia caespitosa*, *Dactylis glomerata*, *Festuca pratensis*. Березняки таволговые гигрофильной группы, описанные нами в парках, сходны с естественными сообществами восточной части Ленинградской обл. по отсутствию резкого преобладания таволги в разреженном травостое (Ипатов, 1960). Характерное для парковых березняков таволговых содоминирование видов относительно богатых почв (сныть, гравилат) в естественных сообществах не отмечено. По классификации А. А. Ниценко (1972), таволговые березняки являются наиболее распространенной ассоциацией группы гидрофильных березняков. Наличие второго яруса *Oxalis acetosella* свидетельствует о близости парковых таволговых березняков к кисличным березнякам, встречающимся на более богатых почвах. Наличие нитрофильного крупнотравья также указывает на более богатые почвы, чем те, на которых встречаются березняки таволговые в естественных условиях.

Заключение

Все описанные парковые сообщества группы березняков незаболоченных отличаются от естественных березняков Ленинградской обл. смешанным древостоем (иногда 2-ярусным) с участием широколиственных пород, а также осины и серой ольхи, более развитым флористически богатым подлеском, значительным участием в травяном покрове неморальных и лугово-опушечных видов и выраженностью ранневесенней синузии. Возобновление древесных пород в парковых сообществах протекает успешно и представлено бóльшим набором видов, чем в естественных условиях Северо-Запада Европейской России. Наличие незаболоченных березняков с преобладанием нитрофильных видов в травяном покрове, в естественных условиях встречающихся в южных частях лесной зоны (Ниценко, 1972), также подтверждает наше предположение о более южном облике парковых сообществ. Однако при сравнении с южными березняками выявляется ограниченный флористический состав парковых незаболоченных березняков, что, возможно, связано с изначальной неоднородностью и малым размером контуров, в случае формирования подлеска обычно занятых одним разросшимся клоном. Появление новых сообществ с участием интродуцированных кустарников было отмечено впервые в парке Сергиевка в 1960-е годы (Ниценко, 1963). К настоящему моменту эти новые ассоциации достаточно распространены в парковых лесных массивах и часто представляют собой аналог более южных сообществ не только Европейской России, но Сибири и даже Северной Америки. Незаболоченные березняки являются, с точки зрения размещения рекреационной нагрузки, более привлекательными, чем ельники или сообщества с доминированием в древостое широколиственных пород. Разведение костров в березняках носит массовый характер. Повышенная антропогенная нагрузка на парковые березняки, в частности регулярный весенний пал, сенокошение и выпас в Английском парке, привела в появлению олуговелых березняков.

Группа ассоциаций Березняки заболоченные более сходна с естественными сообществами, однако были выявлены некоторые отличия. По мнению В. И. Василе-

вича (1997), следует рассматривать заболоченные березняки как длительнопроизводные сообщества, возникающие на месте ельников и черноольшатников в результате вырубок и ветровалов. Постоянная примесь ели в древостое указывает на процесс восстановления коренных лесов. В парках заболоченные березняки делятся на 2 группы, совпадающие с разделением на ассоциации. В березняках седеющевейниковых успешно идет возобновление ели, а в березняках таволговых она не возобновляется. В целом для березняков заболоченных также характерны участие широколиственных пород, а также осины и серой ольхи в древостое, в большинстве сообществ — богатый подлесок, значительное участие в травяном покрове неморальных и лугово-опушечных видов. Ранневесенняя синузия выражена слабо, что встречается в естественных условиях Ленинградской обл.

При сравнении таксационных характеристик березовых насаждений парков с естественными в каждой группе ассоциаций были выявлены общие тенденции: несмотря на то что в большей части описаний отмечены древостои I бонитета (получено при сопоставлении возраста насаждений и среднего диаметра), высота насаждений в господствующем ярусе на 3—3.5 м ниже, чем в естественных сообществах. Вероятно, это обусловлено более разреженным древостоем в парках, а также регулярной расчисткой кустарников, исключающей эффект «подгона» древесных пород, проявляющийся в естественных древостоях с развитым подлеском.

На основе полученных результатов можно сделать следующие выводы:

1. Парковые березняки по флористическому составу богаче и имеют более неморальный облик, чем естественные сообщества в условиях Ленинградской обл.

2. В большинстве контуров отмечены виды, появляющиеся при олуговении, что связано не только с вытаптыванием, но и регулярным выжиганием травы. Не олуговевают только слабопосещаемые сырые участки в глубине парковых массивов.

3. В парковых березняках явно выражены 2 основных процесса — олуговение и восстановление еловых лесов через березняки. Соотношение этих процессов в значительной мере зависит от степени антропогенного вмешательства.

4. Древостои в парковых березняках относятся к категории I по шкалам бонитировки, но имеют меньшую высоту, чем в естественных насаждениях.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Василевич В. И. Незаболоченные березовые леса Северо-Запада Европейской России // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 11. С. 1—13.

Василевич В. И. Заболоченные березовые леса Северо-Запада Европейской России // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 11. С. 14—29.

Гаврилов К. А., Карпов В. Г. Главнейшие типы леса и почвы Вологодской области в районе распространения карбонатной морены // Тр. Ин-та леса и древесины. 1962. Т. 52. С. 5—118.

Зворыкин К. В. Состав и надземная масса растений травяно-кустарничкового и мохового ярусов в некоторых типах березняков на суглинистых почвах // Лесоводственные исследования в подзоне южной тайги. М., 1977. С. 42—50.

Ильюшенко А. Ф., Кошельков С. П. Строение и продуктивность древостоев некоторых типов березняков на суглинистых почвах // Лесоводственные исследования в подзоне южной тайги. М., 1977. С. 32—41.

Ипатов В. С. Березняки восточных районов Ленинградской области // Уч. зап. ЛГУ. 1960. № 290. С. 154—164.

Курнаев С. Ф. Лесорастительное районирование подзоны южной тайги и хвойно-широколиственных лесов европейской части СССР. М., 1958. 355 с.

Ниценко А. А. Изменение естественной растительности Ленинградской области под воздействием человека. Л., 1961. 52 с.

Ниценко А. А. К характеристике некоторых новых растительных ассоциаций наших лесов // Вестн. ЛГУ. № 9. Вып. 2. Сер. Биол. 1963. С. 27—41.

Ниценко А. А. Лиственные леса, мелколесья и кустарники Ленинградской области как сельскохозяйственный фонд // Вестн. ЛГУ. № 21. Вып. 4. Сер. биол. 1956. С. 31—41.

Ниценко А. А. Растительная ассоциация и растительное сообщество как первичные объекты геоботанического исследования. Л., 1971. 184 с.

Ниценко А. А. Типология мелколиственных лесов европейской части СССР. Л., 1972. 139 с.

Рысин Л. П. Типы леса Восточного Подмосковья // Леса Восточного Подмосковья. М., 1979. С. 39—125.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 991 с.

Чмыр А. Ф. Биологические основы восстановления еловых лесов южной тайги. Л., 1977. 160 с.

Юркевич И. Д. Березовые леса Беларуси: Типы, ассоциации, сезонное развитие и продуктивность. Минск, 1992. 183 с.

SUMMARY

The gardens and parks of «Peterhof Road» are the unique system of artificial plant associations which was created using both aboriginal and introduced plant species. In this investigation, the structure and composition of the park birch forests are studied in six parks: Oranienbaum, Sergievka, Angliisky Park, Alexandria, Mikhailovka, Alexandrino. The park birch forests of the «Peterhof Road» are divided into two groups of plant associations: unswampy and swampy. The unswampy birch forests are subdivided into six plant associations, swampy birch forests into two plant associations. Nemoral species play more significant part in the park plant associations than in natural birch forests of Leningrad Region.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.736

© М. Ю. Гончаров, Г. П. Яковлев, М. Н. Повыдыш

ОБЗОР РОДА *LECOINTEA* (*LECOINTEEAE, FABACEAE*)

M. Yu. GONCHAROV, G. P. YAKOVLEV, M. N. POVYDYSH. REVIEW OF THE GENUS *LECOINTEA* (*LECOINTEEAE, FABACEAE*)

Санкт-Петербургская химико-фармацевтическая академия
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 14
Поступила 28.02.06

Дан обзор тропического американского рода *Lecointea* Ducke, включающего 8 видов. Приведены комментированный перечень видов рода и карта ареалов. Описан новый вид — *Lecointea guianensis* M. Gonczarov et Yakovl. и сделана новая комбинация — *Lecointea lasiogyne* (Barneby) M. Gonczarov et Yakovl.

Ключевые слова: *Lecointea*, *Fabaceae*, ареалы, обзор, новый вид, новая комбинация.

Статья посвящена систематическому обзору малоизвестного неотропического рода *Lecointea*, традиционно относящегося к трибе *Swartzieae* DC. s. l. — одной из наиболее архаичных и загадочных триб семейства бобовых. Работа выполнена в рамках проекта таксономической ревизии ряда родов, относящихся к данной трибе.

Род был описан в 1922 г. известным бразильским ботаником A. Ducke и назван им в честь франко-бразильского инженера и ботаника Paul LeCoint (1870—?), бывшего директором музея в г. Белем (штат Пара). Первоначально род включал лишь 1 вид — *L. amazonica* Ducke, описанный с территории бразильской Амазонии. В 1929 г. американский ботаник P. Standley описал из Гондураса вид, известный местным жителям под названием «Tango» и имевший некоторое коммерческое значение как источник древесины. Местное название этого растения и послужило видовым эпитетом для таксона, отнесенного Standley к роду *Zollernia* Nees и названного им *Zollernia tango* Standl. В 1943 г. J. F. Macbride в рамках проекта «Flora of Peru» описал еще 2 вида *Lecointea*: *L. peruviana* Macbr. и *L. ovalifolia* Macbr.

Во второй половине XX в. было опубликовано всего лишь 2 работы, касающиеся данного рода:[1] статья Г. П. Яковлева (1976), посвященная обзору родов *Zollernia* и *Lecointea*, в которой в последний род был перенесен вид *Zollernia tango* Standl. и предложена новая комбинация *L. tango* (Standl.) Yakovl., и работа R. Barneby (1989), в которой был описан вид *L. marcano-bertii* Barneby из северо-восточной Венесуэлы, а в пределах *L. peruviana* была выделена разновидность — *L. peruviana* var. *lasiogyne* (Macbr.) Barneby, произрастающая в Эквадоре и отличающаяся опушенной завязью. В этой работе был также сделан вывод о конспецифичности видов

[1] Следует отметить, что в 1975 г. Lundell выделил описанный Standley вид в отдельный монотипный род *Beliceodendron* Lundell и предложил комбинацию *B. tango* (Standl.) Lundell. Однако ни Яковлев, ни Barneby в своих работах не признают этот род, помещая его в качестве синонима к роду *Lecointea*.

L. amazonica и *L. tango*. Последним на сегодняшний день обнародованным представителем рода является вид *L. hatschbachii* Barneby, описанный в 1992 г. из юго-восточной Бразилии (штат Парана). Незначительное число публикаций, посвященных представителям рода, можно объяснить, по-видимому, редкой встречаемостью в природе большинства видов, труднодоступностью их местообитаний и, следовательно, скудностью гербарного материала, а также тем фактом, что большинство гербарных образцов стерильны, что затрудняет идентификацию возможных новых видов. Это отмечал в свое время и американский монограф рода Barneby (1989).

Представители рода — деревья, достигающие 25 м выс., изредка крупные кустарники с простыми (точнее, вторично простыми) листьями. Одним из характерных признаков рода является зубчатый или даже зубчато-игольчатый (*L. hatschbachii*) край листа (следует отметить, что у *L. peruviana* встречаются экземпляры как с зубчатым, так и с цельным краем листа, а у *L. ovalifolia* листья цельнокрайные). Основной характерной особенностью рода является цельная куполовидная чашечка с короткими зубцами. У всех остальных представителей шварциоидной линии (триба *Swartzieae* DC. s. l.) мотыльковых (кроме монотипного рода *Holocalyx* Micheli) чашечка при распускании цветка разрывается на закручивающиеся и часто рано опадающие сегменты неправильной формы. Венчик у представителей *Lecointea* 5-членный, лишь слегка зигоморфный за счет большей величины лепестка, соответствующего флагу у более продвинутых мотыльковых. Следует заметить, что некоторые особенности строения цветка уже несколько напоминают мотыльковый венчик, что указывает на достаточную эволюционную продвинутость рода в пределах шварциоидной линии. Плоды яйцевидные, чаще всего односемянные, с мясистым околоплодником (за исключением *L. ovalifolia*, имеющей, по-видимому, деревянистый плод).

Плоды представителей рода местным населением иногда употребляются в пищу, а также используются при изготовлении алкогольных напитков. Виды рода имеют некоторое значение как местные источники древесины.

Областью видового разнообразия *Lecointea* является территория Южной Америки. Большинство видов рода распространено в бразильской, венесуэльской и перуанской Амазонии. Один из видов произрастает в Центральной Америке от Гватемалы и Белиза до Коста-Рики. Ареалы видов показаны на рис. 1.

Род *Lecointea* традиционно включали в состав трибы *Swartzieae* s. l. В 1994 г. R. Polhill впервые разделил эту трибу на 4 неформальные группы, причем *Lecointea* вместе с еще несколькими близкими родами была отнесена к особой *Lecointea* group (Polhill, 1994). Несколько позднее P. Herendeen (1995) на основании кладистического анализа морфологических признаков представителей трибы подтвердил выводы Polhill о неоднородности *Swartzieae* s. l. Им было выделено 2 клады: шварциоидная (swartzioid clade) и лекойнтеоидная (lecointeoid clade). Последняя отличается зубчатым краем листьев, базальными пыльниками и яйцевидным, кожистым плодом. Эта клада включает роды *Lecointea*, *Exostyles*, *Harleyodendron*, *Zollernia* и *Holocalyx*. Данные, полученные методами молекулярной систематики (анализ trnL участка хлоропластного генома) H. Ireland с соавт. (Ireland et al., 1997), также в целом подтвердили эту точку зрения. Позднее монофилетичность lecointeoid clade была подтверждена в работах по флоральному онтогенезу представителей клады и в статье посвященной кладистическому анализу этой группы по морфологическим и молекулярным признакам (Mansano et al., 2002, 2004). На основании этих данных, а также собственных исследований, мы выделили «lecointeoid clade» sensu Herendeen в особую трибу *Lecointeeae* M. Gonczarov et Yakovlev (Гон-

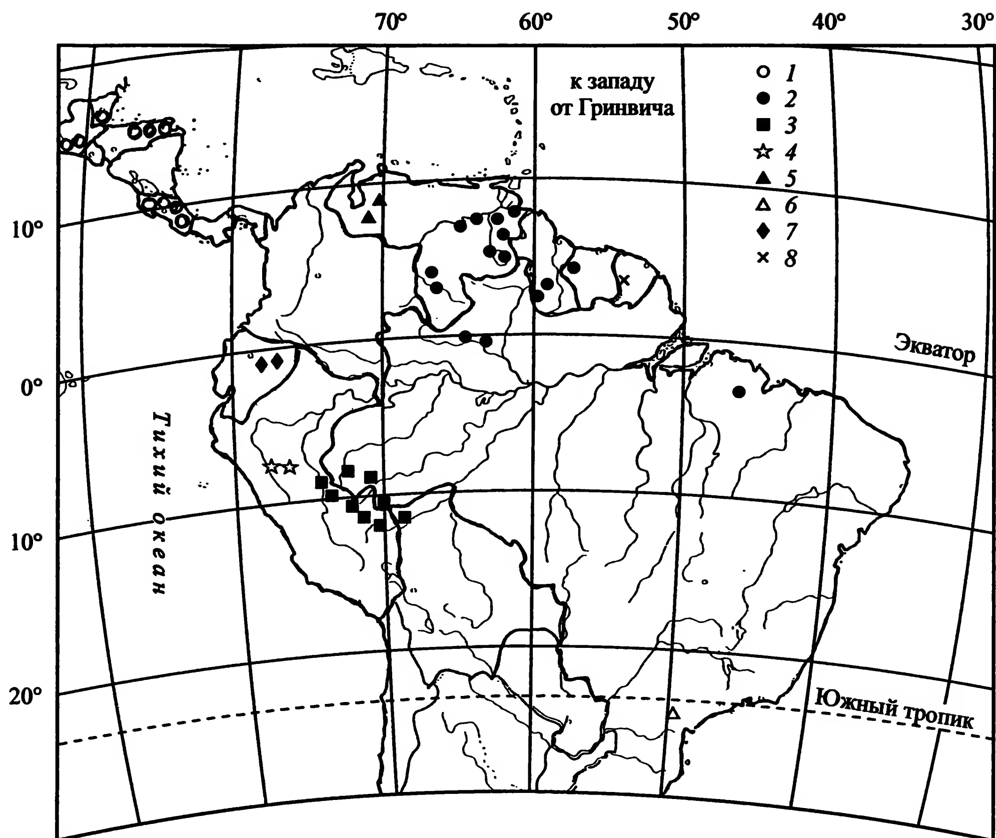


Рис. 1. Ареалы видов рода *Lecointea.*

1 — L. tango, 2 — L. amazonica, 3 — L. peruviana, 4 — L. ovalifolia, 5 — L. marcano-bertii, 6 — L. hatschbachii, 7 — L. lasiogyne, 8 — L. guianensis.

чаров, Яковлев, 2005). Эта триба, бесспорно, родственна трибе *Swartzieae* s. str., но, скорее всего, более эволюционно продвинута.

Нами было проведено систематическое изучение *Lecointea* на основании гербарных образцов, предоставленных Национальным гербарием США (Вашингтон) (US) и Нью-Йоркским ботаническим садом (NY), а также немногих материалов, хранящихся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE). Анализ гербарного материала подтвердил самостоятельность *L. amazonica* и *L. tango*, а также позволил сделать вывод, что выделенная Barneby разновидность *L. peruviana* var. *lasiogyne* заслуживает ранга вида. Как новый для науки нами описывается вид *Lecointea guianensis* M. Gonczarov et Yakovl. Согласно нашим данным, в настоящее время в роде *Lecointea* известно 8 видов. Их номенклатурные цитаты, сведения о типах, данные о географическом распространении, номенклатурные комментарии и рисунки, а также ключ для определения видов на русском и латинском языках приведены в данной статье.

Lecointea Ducke, 1922, Arch. Bot. Jard. Rio de Janeiro 3 : 128. — *Beliceodendron* Lundell, 1975, Wrightia 5 : 186

Typus: *L. amazonica* Ducke.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ *LECOINTEA*

1. Листья цельнокрайные . . . . 2.
+ Листья с зубчатым или зубчато-игольчатым краем (редко цельнокрайные) . . . . 3.
2. Листья крупные, 12—24 см дл., 6—7 см шир., продолговатые или продолговато-обратноланцетные. Растения Французской Гвианы . . . . 8. *L. guianensis.*
+ Листья более мелкие, 8.5—20 см дл., 3.5—8 см шир., эллиптические или узкоэллиптические. Растения Перу . . . . 5. *L. ovalifolia.*
3(1). Листья с зубчато-игольчатым краем, до 8 см дл. Растения юго-восточной Бразилии (штат Парана) . . . . 7. *L. hatschbachii.*
+ Листья с зубчатым или неяснозубчатым краем, длиной до 18 см. Растения бразильской, венесуэльской, перуанской и эквадорской Амазонии и Центральной Америки . . . . 4.
4. Цветок до 13 мм дл.; «флаг» до 10 мм дл.; чашечка голая; завязь шелковистая . 6. *L. marcano-bertii.*
+ Цветок до 8 мм дл.; «флаг» до 7 мм дл.; чашечка голая или опушенная, завязь голая или опушенная . . . . 5.
5. Деревья до 25 м выс., листья с выраженным зубчатым краем; прицветники 1—2 мм дл., остающиеся или опадающие . . . . 6.
+ Деревья до 8 м выс., листья с неясно зубчатым краем (редко цельнокрайные), прицветники 6—7 мм дл., остающиеся . . . . 7.
6. Листья узкоэллиптические или узкояйцевидные, цветоносы голые. Растения Центральной Америки . . . . 2. *L. tango.*
+ Листья эллиптические, продолговатые, обратнояйцевидные или продолговато-эллиптические; цветоносы опушенные. Растения Бразилии и Венесуэлы . . . . 1. *L. amazonica.*
7. Завязь голая. Растения Перу и Зап. Бразилии (штат Акре) . . . . 3. *L. peruviana.*
+ Завязь опушенная. Растения Эквадора (долина Напо) . . . . 4. *L. lasiogyne.*

1. Folia integerrima . . . . 2.
+ Folia margine dentato vel dentato-aciculari (raro integerrima) . . . . 3.
2. Folia magna, 12—24 cm longa, 6—7 cm lata, oblonga vel oblongo-oblanceolata. Plantae Guianae Gallicae . . . . 8. *L. guianensis.*
+ Folia minora, 8.5—20 cm longa, 3.5—8 cm lata, elliptica vel anguste elliptica. Plantae Peruviae 5. *L. ovalifolia.*
3. Folia margine dentato-aciculari, ad 8 cm longa. Plantae Brasiliae austro-orientalis (civitas Parana) 7. *L. hatschbachii.*
+ Folia margine dentato vel indistincte dentato, ad 18 cm longa. Plantae Amazoniae brasiliensis, venezuelensis, peruvianae, aequatorialis et Americae Centralis . . . . 4.
4. Flos ad 13 mm longus, «vexillum» ad 10 mm longum, calyx glaber, ovarium sericeum . . . . 6. *L. marcano-bertii.*
+ Flos ad 8 mm longus, «vexillum» ad 7 mm longum, calyx glaber vel pubescens, ovarium glabrum vel pubescens . . . . 5.
5. Arbores ad 25 m alt., folia margine distincto dentato, bracteae 1—2 mm lg., persistentes vel caducae . . 6.
+ Arbores ad 8 m alt., folia margine indistincte dentato (raro integerrima), bracteae 6—7 mm lg., persistentes . . . . 7.
6. Folia angustae elliptica vel angustae ovata, pedunculi glabri. Plantae Americae Centralis . . . 2. *L. tango.*
+ Folia elliptica, oblonga, obovata, vel oblongo-elliptica, pedunculi pubescentes. Plantae Brasiliae et Venezuelae . . . . 1. *L. amazonica.*
7. Ovarium glabrum. Plantae Peruviae et Brasiliae (civitas Acre) . . . . 3. *L. peruviana.*
+ Ovarium pubescens. Planta endemica vallis Napo (Aequatoria) . . . . 4. *L. lasiogyne.*

1. *L. amazonica* Ducke, 1922, Arch. Bot. Jard. Rio de Janeiro, 3 : 128 (рис. 2).

Typus: Cacâoal, prope Obidos (civ. Para), silva al Amazonii fluvio 20 I 1916, Le Cointe. 16012 (holo. — MG, iso. — K (photo. — !), P).

Распространен в Бразилии (штаты Амазонас и Рораима), в южной и восточной Венесуэле (федеральная территория Амазонас и штат Боливар), Суринаме и в Гайане (рис. 1).

Изученные образцы (specimina examinata). **Brasil:** Maranhão, D484, 3 km NW of Lago de Junco, Daly 05.10.1980 (US); Amazonas, 1702, Baixo Solimoes, Ducke 15.04.1945 (NY); 1271, Solimoes River region, Krukoff X 1931 (NY); **Gayana:** 3631, U. Takutu-U. Essequibo, NW Kanutu Mts., Hoffman 09.02.1993 (US, NY); **Surinam:** 10971, Nicherie R, 2 km downstream of Blanche Marie Falls, Maes 23.06.1961



Рис. 2. *Lecointea amazonica* (ветвь с плодами — 86647 J. Steyermark, 25.07.1960, цветущая ветвь — 1702 Ducke, 15.04.1945).

(US); **Venezuela:** Amazonas, 513/65, Rio Manapiare, Huber 01.02.1977 (US, NY); Bolivar, 1718, NE of Upato, Brujn 14.04.1967 (NY); 569, Delta Amacuro, Bianco VIII 1966 (NY); 544, Rio Grande, Marcano Berti 11.01.1965 (NY); 89313, 5 km E of Las Chichones, Steyermark 12.02.1961 (NY); 86941, 15 km N R. Supiano, 30 km S El Manteco, Steyermark 08.08.1960 (NY); 86647, 38—42 km S of El Dorado. Steyermark 23.07.1960 (US, NY); 86531, SE of Campanauto Nito, Steyermark, 20.07.1960 (NY) (рис. 2).

2. *L. tango* (Standl.) Yakovl., 1976, Бот. журн. 61 : 1308. — *Zollernia tango* Standl., 1929, Trop. Woods 19 : 6. — *Beliceodendron tango* (Standl.) Lundell, 1975, Wrightia 5 : 187 (рис. 3).

Typus: Honduras, in wet forest, Lancetilla Valley, near Telo. Dept. Atlantida, 55535 Standley 3 II 1928 (holo. — F).

Распространен в Центральной Америке на территории Белиза, Гватемалы, Гондураса, Никарагуа и Коста-Рики (мы не видели образцов вида из Никарагуа, но во «Flora del Nicaragua» (2001) данный вид упоминается).

Barneby (1989) объединяет этот вид с предыдущим. С нашей точки зрения, *L. tango* и *L. amazonica* — самостоятельные виды. Несмотря на значительное морфологическое сходство, между данными видами имеются определенные различия (см. ключ). Также следует отметить и довольно значительный террито-



Рис. 3. *Lecointea tango* (19369 Lundell, 30.05.1975).

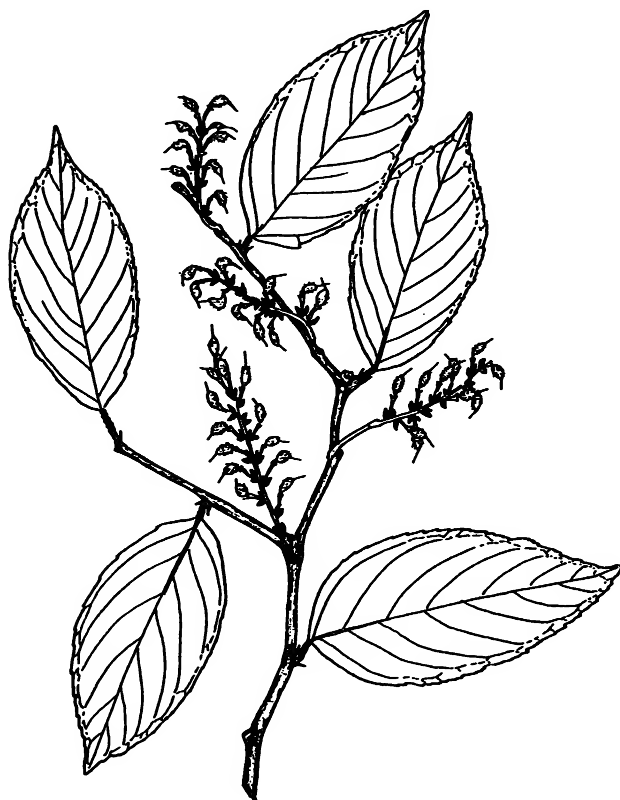


Рис. 4. *Lecointea peruviana* (2941 Cid, Rosas, 18.10.1980).

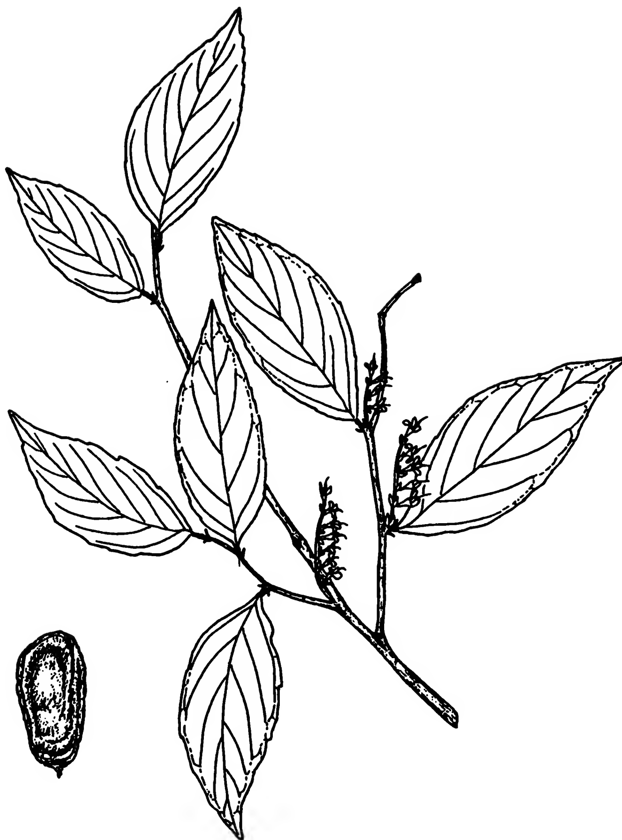


Рис. 5. *Lecointea lasiogyne* (3370 Aulestia, 11.02.1995).

риальный разрыв между ареалами данных видов. Западная граница ареала *L. amazonica* проходит, по всей видимости, по территории южной и северо-восточной Венесуэлы. Ареал же *L. tango* — центральноамериканский и ограничен на юге территорией Коста-Рики. Во всяком случае, мы не видели образцов какого-либо из видов *Lecointea*, собранных в Панаме, и в работе «Flora of the Panama: check-list and Index» (1987) этот род не приводится. Нет сведений и о находках представителей *Lecointea* и на территории северной Колумбии, граничащей с Центральной Америкой.

Изученные образцы (specimina examinata). **Beliz:** 7043, Toledo Distr., Gentle 02.05.1950 (US); 4650, Tamash River, Toledo Distr., Gentle 05.06.1944 (NY); 14501, Toledo Distr., Balderamos 25.01.1929 (NY); **Guatemala:** 19369, Dep. Peten La Cumbre, Lundell 30.05.1975 (US); 9182, Dep. Peten, Cadenas, Rio Gracies a Dios, Elias Contreras 16.09.1969 (US, NY); 8817, Dep. Peten, La Cumbre, W of 140 km Cadenas road, Elias Contreras 01.08.1969 (NY); **Honduras:** 2944, Dep. Atlantida, Hazlett 19.09.1978 (NY); 5116, near Lancetilla, Yuncker 30.07.1934 (NY); 54687, Dep. Atlantida, Lancetilla Valley, Standley 1921 (US); **Costa-Rica:** 1456, Canton de B-Ayres-Rincon, Aguilar 14.11.1992 (NY); 1207, Canton del Oro, Salto Dulce, Aguilar 09.08.1992 (NY); 262, Valle de Porita, Harmon 21.09.1991 (NY); 2560, Prov. Heredia, Cantorane, Hartshorn 17.01.1983 (NY); 2362, San Carlos Alajuela, Poveda 21.02.1973 (US); 1635, Prov. Alajuela, Herrera 12.03.1938 (NY) (рис. 3).

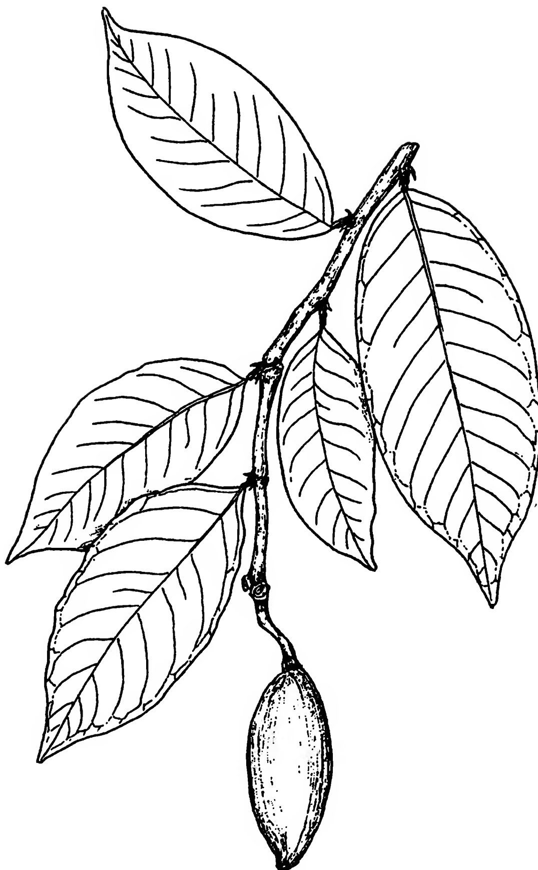


Рис. 6. *Lecointea ovalifolia* (11590 Rimachi, 17.04.1996).

3. *L. peruviana* Macbr., 1943, Bot. Ser. Field Mus. 13, 3 : 220 (рис. 4).

Typus: Peru. San Martin, Juan Jui, Alto Rio Huallaga (fl.), 3853 Klug X 1934 (holo. — F, iso. — MO, K, US — http://ravenel.si.edu/botany/types/jstaxa/Fabaceae!).

Распространен в Перу (Madre dos Dios), в соседнем штате Бразилии — Акре, а также в пограничных с Перу районах Боливии (рис. 1).

Изученные образцы (specimina examinata). **Bolivia:** 833, prov. Vaca Dies Riberalto, Meneces 04.11.1978 (NY); **Brasil:** *Acre*, 2941, Rio Branco, Cid, Rosas 18.10.1980 (NY); 5228, upper Rio Jurupary, Krukoff 15.07.1933 (NY); **Peru:** 3120, Madre de Dios, Prov. Las Piedras, Timano 11.11.1991 (NY); 102, Dantas, Selva central, Kröll 01—15.10.1990 (NY); 385, Dantas, Selva central, Tello 01—15.10.1990 (NY); 204, Madre de Dios Tambopate, Alexiades 02.12.1988 (US, NY); 9884, Madre de Dios, Rio Manu, Foster 22.08.1984 (NY); 27242, Madre de Dios, Nat. Park Rio Manu, Gentry 24.10. 1979 (US, NY) (рис. 4).

4. **L. lasiogyne (Barneby) M. Gonczarov et Yakovl. stat. et comb. nov.** — *Lecointea peruviana* Macbr. var. *lasiogyne* Barneby, 1989, Brittonia 41 : 357 (рис. 5).

Typus: Ecuador, Napo: en sotobosque de bosque primario, 430 m, 9 km roi abajo de Puerto Misahuali, 10.03.1985 David Neill (holo. — NY).

Эндемик долины Напо (Эквадор).



Рис. 7. *Lecointea marcano-bertii* (4914 Dorr, 20.04.1988).

Мы считаем, что разновидность *Lecointea peruviana* Macbr. var. *lasiogyne* Barneby является самостоятельным видом. В пользу этой точки зрения свидетельствует тот факт, что эти таксоны различаются по такому систематически значимому признаку, как наличие или отсутствие опушения завязи: у *L. peruviana* var. *peruviana* она голая, а у *L. peruviana* var. *lasiogyne* — шелковистоопушенная. Существенным аргументом является, кроме того, их различное географическое распространение: *L. peruviana* var. *peruviana* известна из Перу (Madre de Dios) и соседнего штата Бразилии Акре (7—11° ю. ш.), а *L. peruviana* var. *lasiogyne* произрастает в долине Напо, в Эквадоре (0—1° ю. ш.). Следует отметить, что Barneby в своей работе высказал предположение о самостоятельности этих таксонов, однако он видел лишь типовой образец. 2 дополнительно изученных нами образца позволили нам придать разновидности var. *lasiogyne* ранг вида и предложить новую комбинацию.

Изученные образцы (specimina examinata). **Ecuador:** 3370, Napo, Aulestia 11.02.1995 (NY); 8732, Napo, Añanque, s. n. 30.05—21.06.1982 (NY) (рис. 5).

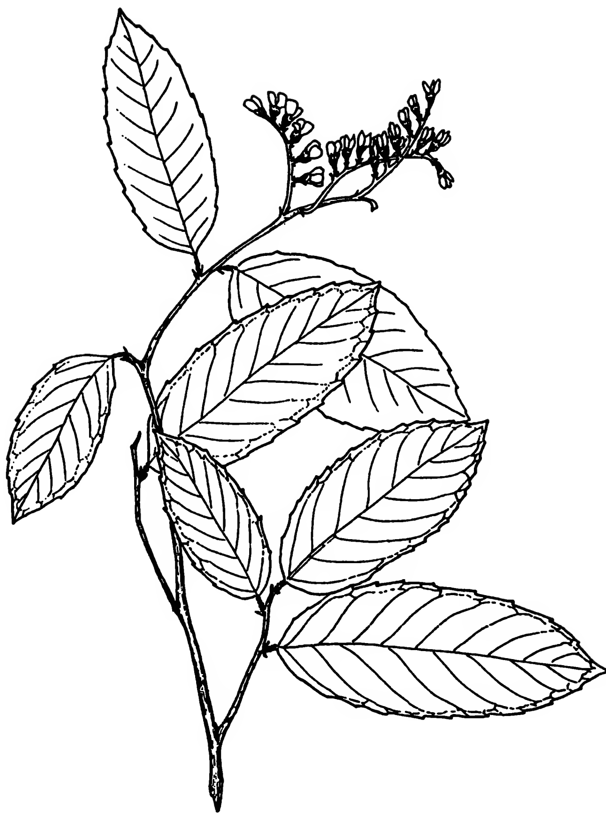


Рис. 8. *Lecointea hatschbachii* (по фотографии типового образца).

5. *L. ovalifolia* Macbr., 1943, Bot. Ser. Field Mus. 13, 3 : 221 (рис. 6).

Typus: **Peru**. San Martin, Juan Jui, Alto Rio Huallaga (fl.), 4824 Klug, IV 1936 (holo. — F, iso. — MO, K, US — http://ravenel.si.edu/botany/types/jstaxa/Fabaceae!).

Распространен в Перу (Лорето) (рис. 1).

Barneby (1989) допускает возможность объединения этого вида с *L. peruviana*. Мы все же считаем, что *L. ovalifolia* — самостоятельный вид. Он характеризуется очень необычным для *Lecointea* удлиненным деревянистым плодом, а также цельнокрайными листьями. Географическое распространение данного вида также несколько отлично от *L. peruviana*.

Гербарный материал по *L. ovalifolia* очень скуден. В частности, в нашем распоряжении не было цветущих образцов. Протолог вида весьма краток и не дает представления об особенностях строения цветка. Поэтому вопрос о таксономическом статусе *L. ovalifolia* нельзя считать полностью решенным.

Изученные образцы (specimina examinata). **Peru:** 11590, Loreto, Maynas, Depto Indianas, Rimachi 17.04.1996 (NY); 6453, Prov. Maynas, Reg. Loreto, Ayala 26.09.1992 (NY) (рис. 6).

6. *L. marcano-bertii* Barneby, 1989, Brittonia 41 : 355 (рис. 7).

Typus: Venezuela. Est. Barinas Distr. Pedraza: Mesa de Canagua, trail from Alto de la Aguada via Mesa de Canagua to El Algarrobo, 490 L. J. Dorr, G. Aymard, L. C. Bar-

nett, N. Cuello, G. Diggs, 20 Apr. 1988 (holo. — PORT, iso. — K, MO, NY, US — http://ravenel.si.edu/botany/types/jstaxa/Fabaceae!, VEN).

Распространен на территории северо-западной Венесуэлы (Баринас).

Изученные образцы (specimina examinata). **Venezuela:** Barinas, 5766, trail from El Algarrobo to Mesa de Canagua, Dorr 03.07.1988 (US); 4914, Distr. Pedraza, Dorr 20.04.1988 (NY) (рис. 7).

7. *L. hatschbachii* Barneby, 1992, Brittonia 44 : 355 (рис. 8).

Typus: Parana, vale do Rio Riberia, Adrianapolis, rod. para Ribeirão da Rocha, G. Hatschbach, J. M. Silva 27.07.1987 (holo. — MG).

Вид известен только из места сбора типового образца.

Обращает на себя внимание весьма значительная дизъюнкция между местонахождением данного вида и всех остальных представителей рода. *L. hatschbachii* описана из штата Парана на юго-востоке Бразилии, т. е. на расстоянии нескольких тысяч километров от местонахождений остальных видов рода. Следует отметить, что и морфологически этот вид значительно отличается от остальных и весьма напоминает *Zollernia ilicifolia* (Brongn.) Vog. из близкого рода *Zollernia*, который также произрастет в этом регионе. Однако по некоторым признакам (прежде всего по особенностям строения цветка) указанный выше типовой образец, бесспорно, принадлежит к роду *Lecointea* (рис. 8).

8. Lecointea guianensis M. Gonczarov et Yakovl. sp. nov.

Arbor 5 m alta. Stipules desunt. Petioli 6—11 mm lg. Folia compacta, coriacea, glabra, parum inaquaelateralia, oblonga, oblongo-oblanceolata, 12—24 cm lg., 6.2—7 cm lt., basis cuneata vel rotundato-cuneata, apex acutatus, parum attenuatus, margo integer. Nervi 8—10 jugati primarii, nervi antemarginales confluentes. Racemi solitarii, glabri, 2.5—4 cm lg., 6—18-florales. Bracteae lineari-lanceolatae, 3—5 mm lg., pedicelli 2—4 mm lg. Alabastra parvula, pyriformia, 5—6 mm lg., 2 mm lt. Petali violacei (ex scheda), glabri, fere aequales, obovati, apice truncati (secundum annotationes chartae herbariae). Stamina 10, quorum 5 breviora, antherae lineares. Ovarium subsessile, stigma capitatum (secundum annotationes chartae herbariae). Fructus virides, parvuli, penduli (ex scheda) (fig. 9).

Typus: Guyana Francaise. Bassin de l'Oyapock, Saut Merigian 3°55 N, 51°48 W, 10281 J. J. de Grainville 13.04.1988 (holo. — US).

Affinitas. Ab omnis species notis hujus generis *L. guianensis* foliis magnis integerrimis oblongo-oblanceolatis vel oblongis valde differt.

Дерево 5 м выс. Прилистники отсутствуют. Черешки 6—11 мм дл. Листья плотные, кожистые, голые, слегка неравнобокие, продолговатые или продолговато-обратноланцетные, 12—24.5 см дл., 6.2—7 см шир., основание клиновидное или округлоклиновидное, верхушка заостренная, слегка оттянутая, край цельный. Жилки I порядка в числе 8—10 пар, жилки сливающиеся близ края листа. Соцветие 6—18-цветковое. Кисти одиночные, голые, 2.5—4 см дл. Прицветники линейно-ланцетные, 3—5 мм дл., цветоножки 2—4 мм дл. Бутоны мелкие, грушевидные, 5—6 мм дл., 2 мм шир. Лепестки фиолетовые (по пометкам на гербарном листе), голые, почти одинаковые, обратно-яйцевидные, усеченные на верхушке (по пометкам на гербарном листе). Тычинок 10, из них 5 более короткие, пыльники линейные. Завязь почти сидячая, рыльце головчатое (по пометкам на гербарном листе). Плоды зеленые, мелкие, висячие (по этикетке) (рис. 9).

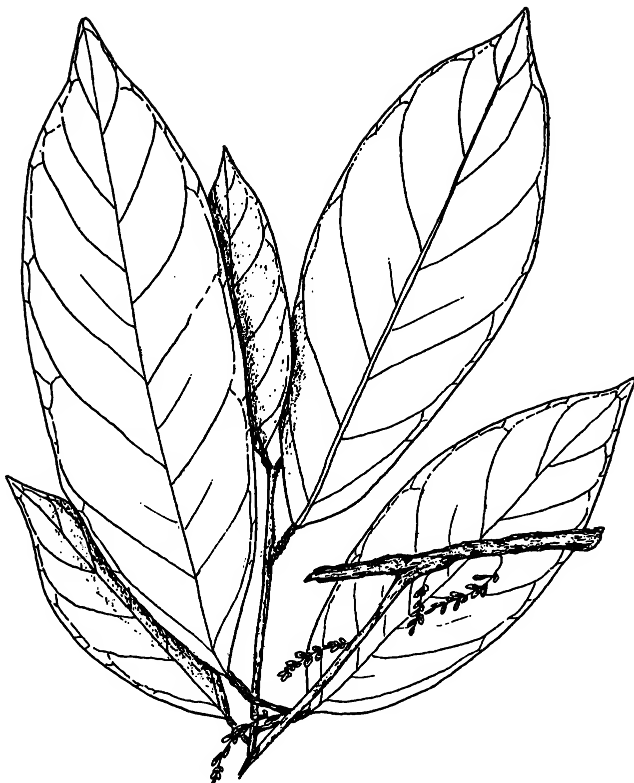


Рис. 9. *Lecointea guianensis* (по типу).

Тип: Guyana Francaise. Bassin de l'Oyapock, Saut Merigian 3°55 N, 51°48 W, 10281 J. J. de Grainville 13.04.1988 (holo. — US).

Родство. От всех известных представителей рода *L. guianensis* резко отличается крупными цельнокрайными листьями продолговато-обратноланцетной или продолговатой формы.

Единственный образец, собранный на территории Французской Гвианы, описан нами здесь как новый вид. На гербарном листе есть пометки, касающиеся строения цветка этого экземпляра, что позволяет почти бесспорно отнести его к роду *Lecointea*.

Благодарности

Авторы благодарят администрацию Национального гербария США (Вашингтон) (US) и Гербария Нью-Йоркского ботанического сада (NY) за материалы, предоставленные для работы; Т. В. Егорову за ценные советы и консультации; Н. Н. Надель за помощь при переводе латинской части текста.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гончаров М. Ю., Яковлев Г. П. О новой трибе *Lecointeeae* и о роде *Zollernia* // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 6. С. 910—926.

Яковлев Г. П. Обзор родов *Zollernia* Nees и *Lecointea* Scherry // Бот. журн. 1976. Т. 61. № 9. С. 1304—1309.

Barneby C. R. The review of the genus *Lecointea* // Brittonia. 1989. Vol. 41. P. 352—356.
Barneby C. R. The Centennial beans // Brittonia. 1992. Vol. 44. P. 183—184.
Ducke A. Plantes nouvelles de la region Amazonienne // Arch. Bot. Jard. Rio de Janeiro. 1922. Vol. 3. P. 128—130.
Flora of Panama: Check-list and Index / Ed. by W. D'Arcy. Saint Louis, 1987. 328 p.
Flora de Nicaragua / Ed. by W. Stevens et al. Saint Louis, 2001. Vol. 2. P. 944—1910.
Herendeen P. S. Phylogenetic relationships of the Swartzieae // Advances in Legume Systematics / Ed. by M. Crisp, J. Doyle. 1995. Vol. 7. P. 123—133.
Ireland H., Pennington R., Preston J. Molecular systematics of the Swartzia // Advances in Legume Systematics / Ed. P. Herendeen, A. Bruneau. 1999. Vol. 9. P. 217—233.
Macbride J. F. Flora of Peru // Bot. Ser. Field Mus. Nat. Hist. 1943. Vol. 13. N 1. P. 220—221.
Mansano V., Tucker S., Tozzi A. M. G. The floral ontogeny of *Lecointea* clade // Am. J. Bot. 2002. Vol. 89. P. 1553—1569.
Mansano V., Brittich V., Tozzi A. M. G., Souza A. P. Composition of the *Lecointea* clade // Taxon. 2004. Vol. 53. N 4. P. 1007—1018.
Polhill R. M. Classification of the *Leguminosae* // Phytochemical Dictionary of the *Leguminosae* / Ed. by F. Bisby, J. Buckingham, J. Adams, P. Harbourn. 1994. Vol. 1.
Standley P. A new trees from Guatemala // Tropical Woods. 1929. Vol. 19. P. 6—8.

SUMMARY

A review of the tropical American genus *Lecointea* Ducke comprising 8 species is presented. The list of characters of the species, and the map of their geographical distribution are given.
The new species *Lecointea guianensis* M. Gonczarov et Yakovl. is described, and the new combination *Lecointea lasiogyne* (Barneby) M. Gonczarov et Yakovl. is made.

УДК 582.542.1 Бот. журн., 2006 г., т. 91, № 7

© Э. Ц. Габриэлян,[1] Н. Н. Цвелёв[2]

HYALOPOA HRACZIANA (*POACEAE*) — НОВЫЙ ВИД ИЗ АРМЕНИИ

E. Ts. GABRIELIAN, N. N. TZVELEV. *HYALOPOA HRACZIANA* (*POACEAE*), A NEW SPECIES FROM ARMENIA

[1] Отдел систематики и географии растений
Института ботаники Национальной академии наук Армении
375063 Ереван, Аван
E-mail: botany@web.am
[2] Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 29.12.2005

Описан новый вид из Армении — *Hyalopoa hracziana*, который является также и новым родом для Армении. Дается описание вида с указанием голотипа, фотография которого приводится.
Ключевые слова: новый вид, *Hyalopoa*, *Poaceae*, Армения.

Род *Hyalopoa* (Tzvel.) Tzvel. был выделен одним из авторов настоящей статьи (Цвелёв, 1965) из рода *Colpodium* Trin. s. l. Существенные морфологические различия между этими родами (у *Colpodium* колоски одноцветковые, а у *Hyalopoa* — многоцветковые и значительно более крупные) согласуются и с кариологическими данными: у *Colpodium* s. str. основное число хромосом x равно 2, а у *Hyalopoa* x = 7. Род *Colpodium*, включая афроальпийский род *Keniochloa* Meld., показывает довольно ясное родство с родом *Zingeria* P. Smirn., также имеющим x = 2, и значительно более отдаленное с родами *Milium* L. и *Holcus* L., а род *Hyalopoa* является арктоальпийским дериватом рода *Poa* L. Поэтому мы считаем ошибочной точку зрения тех

авторов (например, Clayton, Renvoise, 1986 : 103), которые продолжают принимать род *Colpodium* в широком объеме.

Несмотря на значительное сходство всех видов *Hyalopoa*, они делятся на 3 географически далеко обособленных друг от друга группы: 3 близкородственных вида или подвидов одного вида *H. lanatiflora* (Roshev.) Tzvel. s. l. — в горах Восточной Сибири, 1 вид *H. nutans* (Griseb.) Tzvel. — в Гималаях и 3 вида — на Кавказе и северо-востоке Малой Азии. Учитывая их приуроченность к высокогорьям, мало вероятно, что они когда-либо имели общий ареал. Скорей всего, род формировался политопно и парафилетически из какой-то древней группы видов *Poa* s. l.

Из кавказских видов *Hyalopoa* 2: *H. lakia* (Woronow) Tzvel. и *H. czirachica* Gusseinov являются узкими эндемиками Дагестана — его Лакского и Агульского районов. Третий вид — *H. pontica* (Bal.) Tzvel. — широко распространен в высокогорьях Большого Кавказа, включая дагестанскую его часть, но также известен из одного пункта Лазистана (крайний северо-восток Малой Азии), откуда он был описан. С Кавказа он описывался в качестве самостоятельного вида — *Poa capillipes* Somm. et Levier. При отсутствии материала по *H. pontica* из Турции в Гербарии Ботанического института РАН (LE) не было уверенности в тождественности кавказских и турецких популяций (Цвелёв, 1976 : 485). Однако в Гербарии Еревана (ERE) имеется топотип этого вида из Турции с этикеткой: «Prov. Rize, Ikizdere, Cirmanin Tepe above Cimil, among rocks, alt. 3100 m, 29 VIII 1952, N 21093, Davis a. Dodds», который вполне сходен с кавказскими экземплярами *H. pontica*. Подобные случаи разрыва ареала между Понтийскими горами Турции и Большим Кавказом известны и у видов других родов (например, у *Alopecurus ponticus* K. Koch), что можно считать подтверждением гипотезы одного из авторов этой статьи (Цвелёв, 1993 : 85—86), принимающего гипотезу «расширяющейся Земли» о наличии в прошлом до формирования межконтинентального Черного моря, непосредственного соединения западной части Кавказского хр. с Понтийскими горами Турции.

Нами обнаружен еще один, новый для науки кавказский вид *Hyalopoa* из Армении, найденный в горах северного Зангезура Г. Степаняном. В отличие от других кавказских видов рода, имеющих очень рыхлые метелки с длинными и тонкими веточками, этот вид имеет очень густые метелки с короткими, вверх направленными веточками. Пожалуй, он все же более близок к дагестанским видам, что указывает на наличие древних связей Армении с Дагестаном. Флора гор к юго-востоку от оз. Севан вообще включает целый ряд высокогорных видов, общих с Большим Кавказом или узкоэндемичных, которых А. А. Гроссгейм (1940) считал «ледниковыми реликтами». К таким видам, кроме описываемого нами нового вида, принадлежит еще *Trisetum spicatum* (L.) K. Richt., впервые найденный в горах Малого Кавказа одним из авторов настоящей статьи (Габриэлян, 2004), а также публикуемые в настоящее время новые высокогорные виды злаков *Paracolpodium tzvelevii* Gabrielian (Габриэлян, 2006) и *Poa greuteri* Gabrielian (2006).

Ниже приводим диагноз нового вида *Hyalopoa*.

Hyalopoa hracziana Gabrielian et Tzvelev sp. nov. — Planta rhizomatosa, 40—80 cm alta. Folia 2—6 mm lt., utrinque glabra et laevia, paulo glaucescentia; ligulae hyalinae, 3—6 mm lg. Paniculae 5—9 cm lg., 2—2.5 cm lt., densissimae, ramulis valde abbreviatis, laevibus. Spiculae roseo-violaceae, paulo glaucescentes, 2—4-florae, rachilla laevi. Glumae 4.8—5.5 mm lg., subaequilongae, 1—3-nerves, laeves et submembranaceae, apice irregulariter dentatae. Lemmata 5.5—6.2 mm lg., carinata, marginibus late membranacea, acutiuscula, in dimidio inferiore et secundum nervos pilis brevibus accum-

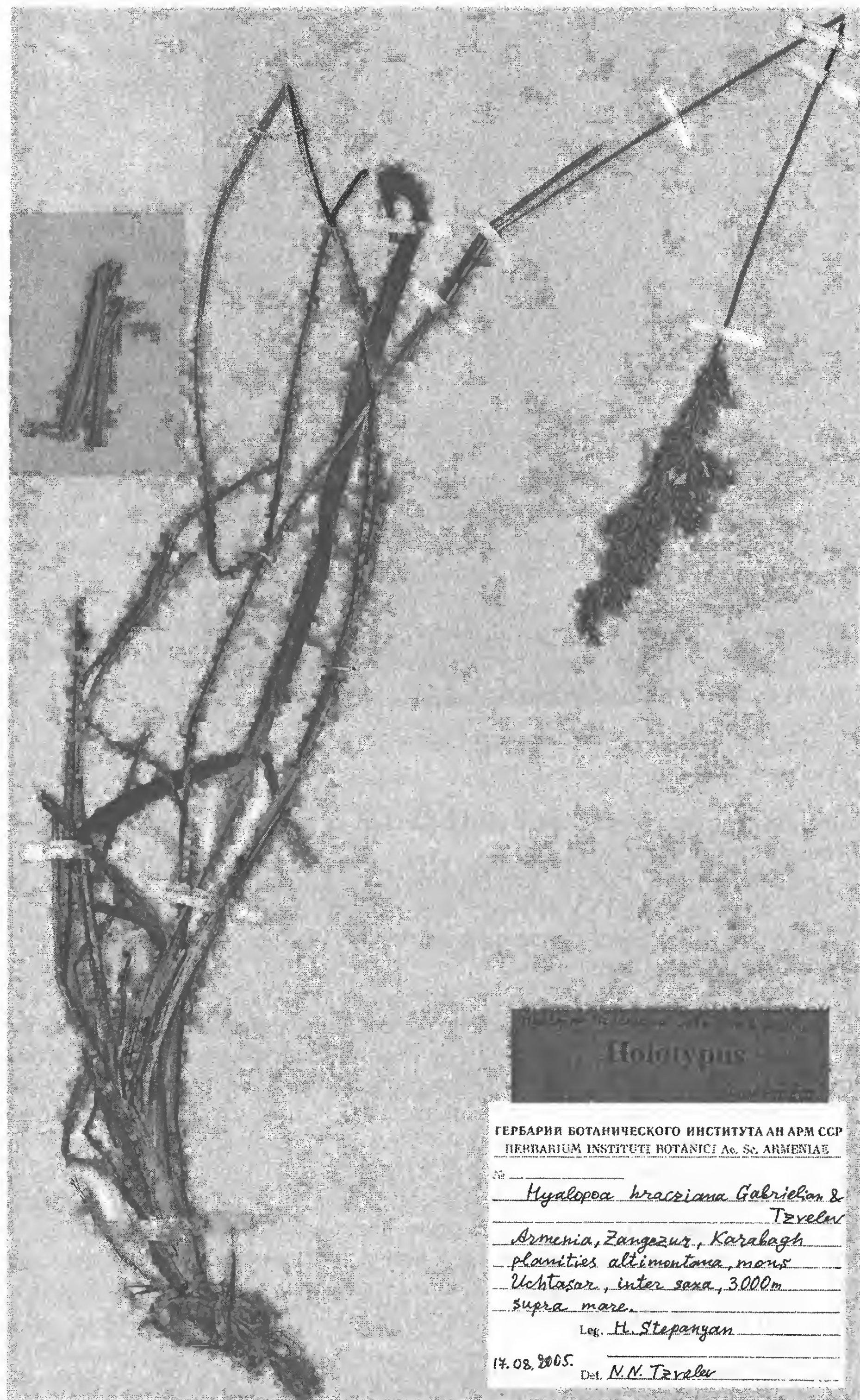


Рис. 1. Голотип *Hyalopoa hracziana* Gabrielian et Tzvelev.



Рис. 2. Фрагмент метелки *H. hracziana.*

bentibus tecta; paleae secundum carinas breviter et accumbenter pilosae. Antherae 3—4 mm lg., violaceae (fig. 1).

Typus: Armenia, Zangezur, Karabagh planities altimontana, mons Uchtasar, inter saxa, 3000 m supra mare, 17 VIII 2005, H. Stepanyan (ERE).

Affinitas. A speciebus caucasicis aliis culmis altioribus, paniculis densissimis et lemmatis longioribus differt.

Species in honorem collectoris florae Armeniae cl. Hracz Stepanjan nominatur.

Корневищное растение 40—80 см выс. Влагалища почти до основания свободные; язычки пленчатые, 5—10 (12) мм дл., длинно заостренные, голые; листовые пластинки плоские, 2—6 мм шир., с обеих сторон голые и гладкие, несколько сизоватые. Метелки 5—9 см дл., 2—2.5 см шир., очень густые, с сильно укороченными гладкими веточками (рис. 2), колоски 8—9 мм дл., розово-фиолетово-коричневатые, немного сизоватые, с 2—4 цветками, с гладкой осью. Колосковые чешуи 4.8—5.5 мм дл., почти равные, с 1—3 жилками, гладкие и почти целиком перепончатые, на верхушке неправильно зубчатые. Нижние цветковые чешуи 5.5—6.2 мм дл., килеватые, по краям широкоперепончатые, островатые, в нижней половине и вдоль жилок покрытые короткими, прилегающими волосками; верхние цветковые чешуи вдоль килей коротко и прилегающе волосистые. Тычинок 3; пыльники 3—4 мм дл., фиолетовые.

Тип: Армения, Зангезур, высокогорное Карабахское плато, гора Ухтасар, между скалами. 3000 м над ур. м., 17 VIII 2005, Г. Степанян (ERE).

Родство. От других кавказских видов отличается более высокими стеблями, очень густыми метелками и более длинными нижними цветковыми чешуями.

Вид назван в честь Г. Степаняна, коллектора флоры Армении.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Габриэлян Э. Ц. Новые и редкие таксоны злаков (*Poaceae*) из Армении // Флора, растит. и растит. ресурсы Армении. 2004. № 15. С. 13—15.

Габриэлян Э. Ц. Gaudinopsis egorovae и *Paracolpodium tzvelevii* (*Poaceae*) — новые виды из Армении // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 12. С. 1887—1891.

Гроссгейм А. А. Реликты Восточного Закавказья. Баку, 1940. 43 с.

Гусейнов Ш. А. Новые виды родов *Calamagrostis* и *Hyalopoa* (*Poaceae*) // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 12. С. 1741—1744.

Цвелёв Н. Н. О роде цингерия (*Zingeria* P. Smirn.) и близких к нему родах семейства злаков (*Gramineae*). (Кариосистематическое исследование) // Бот. журн. 1965. Т. 50. № 9. С. 1317—1320.

Цвелёв Н. Н. Злаки СССР. Л., 1976. 788 с.

Цвелёв Н. Н. Заметки о злаках (*Poaceae*) Кавказа // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 10. С. 53—60.

Clayton W. D., Renvoise S. A. Genera Graminum. London, 1986. 390 p.

Gabrielian E. Ts. Poa greuteri (*Poaceae*) the new species from Armenia // Willdenowia, 2006. Vol. 36. P. 437—440.

SUMMARY

The new species *Hyalopoa hracziana* is described from Armenia. It is a new genus to Armenia as well. The species description is accompanied with the photo of the holotype.

УДК 582.715 Бот. журн., 2006 г., т. 91, № 7

© Г. А. Лазьков,[1] В. В. Бялт[2]

НОВЫЙ ВИД РОДА *HYLOTELEPHIUM* (*CRASSULACEAE*) ИЗ РЕСПУБЛИКИ КЫРГЫЗСТАН

G. A. LAZKOV, V. V. BYALT. A NEW SPECIES OF THE GENUS *HYLOTELEPHIUM* (*CRASSULACEAE*) FROM KIRGIZSTAN

[1] Биолого-почвенный институт НАН Кыргызстана, Лаборатория флоры (FRU)
720071 Кыргызстан, Бишкек, проспект Чуй, 265
E-mail: glazkov1963@mail.ru
[2] Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, Гербарий (LE)
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: byalt66@mail.ru
Поступила 02.02.2006

Описан новый вид *Hylotelephium tianschanicum* Byalt et Lazkov (*Crassulaceae*) из Кыргызстана (Западный Тянь-Шань). Приводятся морфологическое описание вида и отличия его от близких видов типовой секции рода *Hylotelephium*.

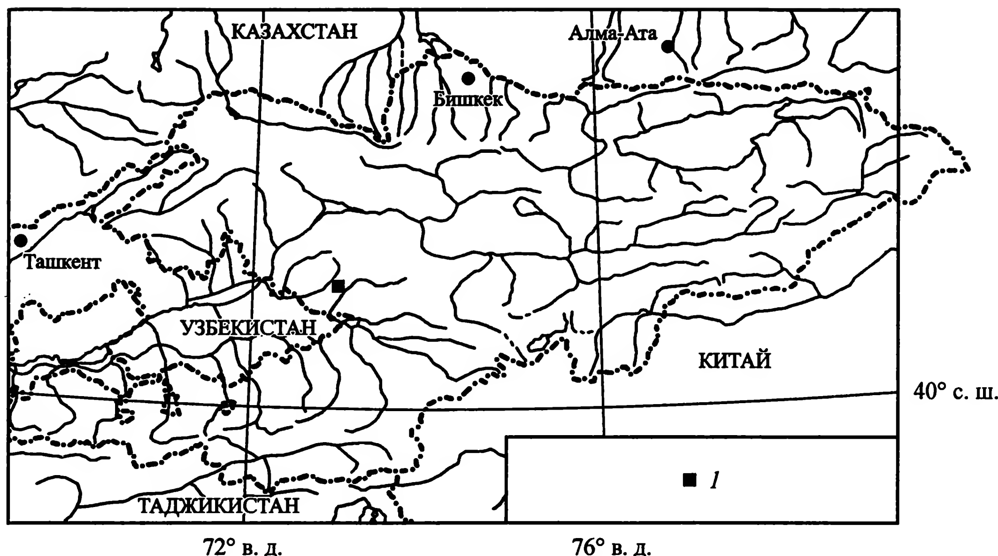
Ключевые слова: *Crassulaceae*, *Hylotelephium*, новый вид, Кыргызстан.

Летом 2005 г. на территории Кыргызстана (Ферганский хр., Западный Тянь-Шань) проводилась работа экологической экспедиции «Кыргызско-Немецкого научного проекта по изучению взаимодействия человек—окружающая среда в орехово-плодовых лесах». В окрестностях с. Гумхана, на небольшом участке скальных обнажений (известняк) были собраны образцы рода *Hylotelephium* H. Ohba. До настоящего времени с территории Кыргызстана был известен один вид этого рода,

довольно обычный для гор Средней Азии — *H. ewersii* (Ledeb.) H. Ohba. (=*Sedum ewersii* Ledeb.) (Борисова, 1939, 1957; Пратов, 1974). Найденные нами растения отличались высоким ростом, почти прямостоячими или приподнимающимися стеблями, очень мелкими, белыми, лишь слегка розоватыми цветками. Мы пришли к выводу, что имеем дело с новым для науки видом, который описываем как *H. tianschanicum* Byalt et Lazkov. Находка оказалась интересной и с точки зрения ботанической географии. Новый вид обнаружен на значительном удалении от мест распространения других близких видов из типовой секции *Hylotelephium* рода *Hylotelephium*, к которой он относится. Виды этой секции имеют обширный ареал и встречаются широкой полосой по всей Северной Евразии (от Пиренеев до Дальнего Востока). Кроме того, один аборигенный вид этого рода встречается на востоке Северной Америки — *H. telephioides* (Michx.) H. Ohba. Обнаруженный нами вид произрастает на расстоянии более чем в тысячу километров от границы ареалов ближайших видов секции (но не рода в целом). Наиболее близкородственный нашему вид этого рода — *H. stepposum* (Boriss.) Tzvel., известен из Северного Казахстана и предгорий Алтая (Борисова, 1961; Пешкова, 1994). Дизъюнкция ареала между таксонами составляет 1200—1500 км. Другой близкий вид — *H. caucasicum* (Grossh.) H. Ohba (Гроссгейм, 1950) — встречается на Кавказе, также на значительном расстоянии (более 2000 км) от Кыргызстана. Немного ближе произрастает *H. telephium* (L.) H. Ohba (= *Sedum purpureum* (L.) Schult.). Он распространен на юг до Тарбагатая (Борисова, 1961), но морфологически сильно отличается от нашего вида (имеет более крупные пурпурные цветки, очередные листья и пр.). Что касается дальневосточных видов, то они нами не рассматриваются, так как морфологически сильно отличаются (Безделева, 1997; Fu, Ohba, 2001, и др.) и встречаются на удалении в несколько тысяч километров. По-видимому, виды секции *Hylotelephium* ранее были распространены значительно шире, но впоследствии сократили свой ареал. В результате *H. tianschanicum* оказался в изоляции в горах Средней Азии, что и привело к его морфологическому обособлению от несомненно близкого вида — *H. stepposum*. Ниже приводится описание нового вида.

Hylotelephium tianschanicum Byalt et Lazkov sp. nov. (sect. *Hylotelephium*)

Planta perennis, glabra, polycarpica; radices fasciculares, filiformes vel funiformes, non tuberoso-incrassatae. Caules 1—4, 25—40 cm alti, adscendentes vel suberecti, crassi, basi 3—6 mm in diam., virides vel purpurescentes. Folia opposita, 2—5 cm longa, 1.5—3 cm lata, subcochleariformi-concava, rotundata, elongato-rotundata vel ovata, sessiles, basi profundi cordata, subamplexicaulia, viridia, apice obtusa. Inforescentia corymboso-paniculata, laxa, 4—10 cm lata, ramis lateralibus ex axillis foliorum superiorum abeuntibus; pedunculi longi, multiflori, crassi, validi; pedicelli floribus subaequilongi, 3—4 mm longi, crassi; bracteae crassae, inferiores longiores, subrotundatae, acutae, concavae, superiores parvae, oblongae vel lanceolatae, acutae, 1—1.5 mm longae. Flores 5 (rarissime 4—6)-meri, poculiformes; calyx 2—3-plo corolla brevior, 1—1.5 mm longus, dilute viridis, brevissime tubulosus, dentibus acutis triangularibus; petala 2.8—3.2 mm longa, alba vel apice rosea, ovata, acuta, apice carinata, subpatentia. Stamina 10 (raro 8—12), filamentis albis, filiformibus, antheris luteis, subglobosis, 0.4—0.5 mm in diam.; ea petalis opposita 2.5—2.8 mm longa, corollae aquilonga vel paulo breviora, ea petalis alternantia 3—3.2 mm longa, corolla paulo longiora; squamae hypogynae, 0.5—0.7 mm longae, 0.2 mm latae, virescenti-albae vel luteae, obtusae, apice integerrimae, sublineares, 4—5-plo longiores quam latiores. Folliculi virescente-albi, basi breviter pedicellati; styli ca. 1 mm longi, subulati, paulo divergentes, corolla paulo breviores; semina parva, numerosa, 0.4—0.5 cm longa, 0.2—0.25 mm lata, ovata, obtusiuscula, fusca.



Местонахождение *Hylotelephium tianschanicum* (*1*).

Holotypus: «Kirghizia meridionalis, provincia Dzhalalabadensis, montes Tian-Schan Occidentalis, jugo Ferganensis, in systemate fl. Kara-Unkur, in ripa fl. Arslanbob ad confluentes fluminis Jarodar, in vicinitate pago Gumchana, in juglandeto residuo, 27 IX 2005, G. Lazkov» (LE, isotypi — FRU, MW).

Affinitas. *Hylotelephio stepposo* (Boriss.) Tzvel. proximum est, sed radicibus fascicularibus, fusuformibus (non globuloso-incrassatis), pedicellis floribus aequilongis (non longioribus) et area geographica differt. Aeque *H. caucasico* (Grossh.) H. Ohba proximum est, sed floribus minoribus (2.5—3 mm, non 5 mm longis), albis vel albo-roseis (non albo-virescentibus), squamis linearibus (non subrectangularibus) differt.

Habitat: in rupibus calcareis, in silvis juglandetis relictis.

Растения многолетние, голые, поликарпические; корни пучковатые, нитевидные или шнуровидные (не шаровидно-утолщенные). Стебли по 1—4, 25—40 см выс., приподнимающиеся или почти прямые, 3—6 мм в диам. при основании, зеленые или пурпурные. Листья супротивные, 2—5 см дл. 1.5—3 см шир., почти ложковидно-вогнутые, округлые, удлиненно-округлые или яйцевидные, сидячие, при основании слегка сердцевидные, почти стеблеобъемлющие, сизовато-зеленые, на верхушке притупленные или островатые. Соцветие щитковидно-метельчатое, рыхлое, 4—10 см шир., с толстыми боковыми ветвями, выходящими из пазух верхних листьев, ветви соцветия длинные, многоцветковые, расставленные, толстые, крепкие; цветоножки почти равные цветкам, 3—4 мм дл., толстые; прицветники толстые, нижние более длинные, округлые, острые, вогнутые, верхние маленькие, продолговатые или ланцетные, острые, 1—1.5 мм дл. Цветки 5 (редко 4—6)-мерные, бокальчатые; чашечка в 2—3 раза короче венчика, 1—1.5 мм дл., бледно-зеленая, с очень короткой трубкой, с треугольными, острыми долями; лепестки 2.8—3.2 мм дл., белые или на верхушке розоватые, яйцевидные, острые, с лодочковидной оттянутой верхушкой; тычинок 10 (редко 8—12), с белыми нитевидными тычиночными нитями, с почти шаровидными желтыми пыльниками, 0.4—0.7 мм дл., супротивные лепесткам, почти равные им или их короче, 2.5—2.8 мм дл., а очередные лепесткам —

немного длиннее лепестков, 3—3.2 мм дл.; подпестичные чешуйки 0.5—0.7 мм дл., 0.2 мм шир., зеленовато-белые или желтые, притупленные, на верхушке цельнокрайные, почти линейные (в 3—4 раза длиннее своей ширины). Листовки по 5 (редко 4—6), зеленовато-белые, при основании на короткой ножке, с шиловидными столбиками около 1 мм дл., немного расходящиеся, немного короче венчика. Семена мелкие, многочисленные, 0.4—0.5 см дл., 0.2—0.25 см шир., яйцевидные, притупленные, буроватые.

Голотип: «Южный Кыргызстан, Джалал-Абадская обл., Западный Тянь-Шань, Ферганский хр., система реки Кара-Ункур, на берегу р. Арсланбоб, близ слияния с р. Яродар, в окрестностях с. Гумхана, среди остатков орехового леса, Г. А. Лазьков» (LE, изотипы — FRU, MW).

Родство: Вид сходен с *H. stepposum* (Boriss.) Tzvel., но отличается пучковидными, шнуровидными, не шаровидно-утолщенными корнями, цветоножками, почти равными цветкам (а не более длинными), рыхлым щитковидно-пирамидальным соцветием с более толстыми боковыми ветвями (а не компактным, с более тонкими боковыми ветвями) и географическим распространением. Сходен с *H. caucasicum* (Grossh.) H. Ohba, но отличается более мелкими (2.5—3 мм, а не 5 мм дл.), белыми или беловато-розовыми, а не зеленовато- или желтовато-белыми цветками, подпестичными чешуйками линейными, а не почти прямоугольными.

Обитает: на известняковых скалах в ореховых лесах.

Вид, по-видимому, является эндемиком Средней Азии (Западный Тянь-Шань, Ферганский хр.) (см. рисунок).

Благодарности

Исследования осуществлялись при финансовой поддержке Кыргызско-Немецкого научного проекта по изучению взаимодействия человек—окружающая среда в орехово-плодовых лесах Южного Кыргызстана (Фонд Volkswagen Stiftung).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Айдарова Р. А. Сем. *Crassulaceae* DC. // Флора Киргизской ССР. Фрунзе, 1957. Т. 7. С. 5—22.

Безделева Т. А. Сем. *Crassulaceae* DC. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб., 1995. Т. 7. С. 214—235.

Борисова А. Г. Сем. *Crassulaceae* DC. // Флора СССР. М.; Л., 1939. Т. 9. С. 8—134.

Борисова А. Г. Сем. *Crassulaceae* DC. // Флора Казахстана. Алма-Ата, 1961. С. 344—365.

Гроссгейм А. А. Сем. *Crassulaceae* DC. // Флора Кавказа. Изд. 2. М.; Л., 1950. Т. 4. С. 258—271.

Пешкова Г. А. Сем. *Crassulaceae* — Толстянковые // Флора Сибири. Новосибирск, 1994. Т. 7. С. 152—168.

Пратов У. П. Сем. *Crassulaceae* — Толстянковые // Определитель растений Средней Азии. Ташкент, 1974. Т. 4. С. 219—232.

Fu K. T., Ohba H. Crassulaceae // Flora of China. Beijing, 2001. Vol. 8. P. 202—268.

SUMMARY

Hylotelephium tianschanicum Byalt et Lazkov (*Crassulaceae*) — a new species from Western Tian-Shan is described. The morphological description of species and features of its distinguish from allied species of type section of *Hylotelephium* are given.

УДК 582.579.2 Бот. журн., 2006 г., т. 91, № 7.

© Н. Б. Алексеева

НОВАЯ СЕКЦИЯ РОДА *IRIS* (*IRIDACEAE*) И НОМЕНКЛАТУРНЫЕ КОМБИНАЦИИ В РАНГЕ СЕКЦИИ

N. B. ALEXEEVA. A NEW SECTION OF THE GENUS *IRIS* (*IRIDACEAE*) AND NOMENCLATURAL COMBINATIONS OF THE SECTIONAL RANK

Ботанический институт им. В. Л. Комарова, РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: a_nina@bk.ru
Поступила 27.02.2006

Описана 1 новая секция в роде *Iris*, даны 2 новые номенклатурные комбинации в ранге секции.
Ключевые слова: *Iris*, секции, новая секция, новые комбинации.

В результате изучения всех видов рода *Iris* L. в России мы пришли к выводу, что общепринятой системы рода в настоящее время нет. Объем рода *Iris* и число входящих в него видов, родственные связи, трактовка близких видов определяются разными авторами по-разному. Основное различие между системами состоит в том, что одни авторы включают в этот род только корневищные, а другие — наряду с ними — луковичные или клубнелуковичные виды, т. е. принимают род *Iris* в широком смысле, подобно ранним монографам рода. Некоторые систематики (Tausch, 1823; Spach, 1846; Dykes, 1913; Lawrence, 1953; Mathew, 1981) включают в род *Iris* луковичные и клубнелуковичные виды, а другие (Baker, 1878; Родионенко, 1961; Lenz, 1972) исключают их из рода *Iris*. Более того, прослеживается тенденция выделения в отдельные роды и некоторых корневищных видов из рода *Iris* (Alefeld, 1863; Klatt, 1872; Невский, 1937; Мавродиев, Алексеев, 2003; Родионенко, 2005).

В течение последних 5 лет нами проводилось детальное таксономическое исследование *Iris*. Мы считаем, что к роду *Iris* следует относить все виды, являющиеся многолетниками с однолетними цветоносными и многолетними укороченными вегетативными побегами, образующими корневище, погруженное в почву или ползущее по поверхности. Анализируя гербарный материал, литературные источники, личные наблюдения в природе в большинстве регионов России и в коллекциях ботанических садов, мы считаем, что в России произрастает 38 дикорастущих видов *Iris* и 1 подвид. Эти виды объединяются в 6 подродов, 10 секций и 13 рядов. В настоящей статье 1 секция (*Caespitosae*) описана как новая и даны 2 новые комбинации в ранге секции.

Род *Iris* L., 1753, Sp. Pl.: 38.

Тип: *I. germanica* L.

Подрод 1. *Psammiris* Spach, 1846, Ann. Sci. Nat., ser. 3, 5 : 110.

Тип: *I. humilis* Georgi.

Sect. 1. Caespitosae Alexeeva sect. nov. — Rhizoma breve residuis foliorum emortuorum vestitum, caespites densos formans. Radices incrassatae, rugosae, griseae. Folia linearia, fasciculata basi vaginis convoluta. Caulies unacum folia radicalia haud superantes, nunquam ramosus. Capsula dehiscens fissuris lateralibus.

Typus: *I. pandurata* Maxim.

Affinitas. A sectione *Psammiris* Taylor rhizomatibus caespites densos formantibus et radicibus in crassatis differt.

Корневище короткое, в остатках старых листьев, образующее плотные дерновины. Корни утолщенные, морщинистые. Листья линейные в пучках, при основании окруженные листовыми влагалищами. Стебли не ветвятся и не превышают листья. Коробочка вскрывается боковыми щелями.

Тип: *I. pandurata* Maxim. Родство: От секции *Psammiris* Taylor отличается корневищами, образующими плотные дерновины и утолщенными корнями.

Подрод 2. *Limniris* Spach, 1846, Ann. Sci. Nat., ser. 3, 5 : 99.

Sect. 1. Tripetalae (Diels) Alexeeva comb. nov. — *Iris* L. sect. *Apogon* Baker subsect. *Tripetalae* Diels, 1930, in Engler u Prantl, Nat. Pflanzenfam., 15a : 502. — Rhizoma breve residuis foliorum emortuorum vestitum, caespites laxus. Folia linearia, lata, malacophylla. Laciniae periantium internae reductae. Capsula magna inflata, apice dehiscens.

Тип: *I. tridentata* Pursh.

Корневище короткое, с остатками старых листьев, образующее рыхлую дерновину. Листья линейные, широкие, мягкие. Внутренние доли околоцветника почти редуцированы, часто щетиноподобные. Коробочка вздутая, растрескивающаяся по створкам только в верхней части.

От секции *Limniris* Taush отличается мягкими широкими листьями и редуцированными внутренними долями околоцветника.

Подрод 3. *Tenuifoliae* (Diels) Doronkin, 1990, Бот. журн., 75, 3 : 412. — *Iris* sect. *Apogon* Baker subsect. *Tenuifoliae* Diels, 1930, in Engler u. Prantl, Nat. Pflanzenfam., 15a : 501; Родион., 1961, Род ирис — *Iris* L.: 189. — *Cryptobasis* Nevski, 1937, Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 1, 4 : 331.

Тип: *I. tenuifolia* Pall.

Sect. 1. Tenuifoliae (Diels) Alexeeva comb. nov. — *Iris* L. sect. *Apogon* Baker subsect. *Tenuifoliae* Diels, 1930, in Engler u. Prantl, Nat. Pflanzenfam., 15a : 501. — Rhizoma breve residuis foliorum emortuorum vestitum, caespites densosformans. Caulis brevis; flores subsessiles. Folia 1.0—2.0 mm lat., angusta, ridiga, tortuosa. Capsula sphaerica, dehiscens 3-valvis.

Тип: *I. tenuifolia* Pall.

Корневище короткое, из плотно прижатых друг к другу коротких ответвлений, образующих плотную дерновину, покрытую остатками листовых влагалищ. Стебель очень короткий, цветки почти сидячие. Листья 1.0—2.0 мм шир., узкие, жесткие извилистые. Коробочка шаровидная, с маленьким носиком, при созревании раскрывающаяся тремя слегка расходящимися створками.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Мавродиев Е. В., Алексеев Ю. Е. Морфолого-биологические особенности рода *Cryptobasis* (*Iridaceae*) в связи с его систематикой // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 10. С. 50—55.

Невский С. А. Материалы к флоре Кугитанга и его предгорий // Тр. Бот. ин-та АН СССР. М.; Л., 1937. Сер. 1. Вып. 4. С. 199—346.

Родионенко Г. И. Род Ирис. М.; Л., 1961. 215 с.

Родионенко Г. И. О самостоятельности рода *Xyridion* (*Iridaceae*) // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 1. С. 55—59.

Alefeld F. Ueber die Gattung *Iris* L. // Bot. Zeitung. Berlin, 1863. S. 296—300.

Baker J. G. Systema *Iridearum* // J. Linn. Soc. Bot. 1878. 16. P. 61—180.

Dykes W. R. The genus *Iris*. Cambridge. 1913. 245 p.

Klatt F. W. von. Veber die Gattung *Iris* Linn. // Bot. Zeitung. 1872. N 27 f. S. 1—11.

Lenz L. W. The status of *Pardanthopsis* (*Iridaceae*) // Aliso. 1972. Vol. 7. N 4. P. 401—403.

Lawrence G. H. M. A reclassification of the genus *Iris* // Gentes Herbarum. Ithaca, New York, 1953. Vol. 8. Fasc. 4. P. 346—371.

Mathew B. The *Iris*. London, 1981. 202 p.

Spach E. Revisio Genus *Iris* // Annales des sciences naturelles. Paris, 1846. P. 89—111.

Tausch I. F. Iris falcata. Iris Linne // Hortus Canalius seu Plantarum Rariorum. Pragae, 1823.

SUMMARY

The section *Caespitosae* (of the subgenus *Psammiris*) described as a new and two new combinations are given in sectional rank: *Tripetalae* (of the subgenus *Limniris*) and *Tenuifoliae* (of the subgenus *Tenuifoliae*).

УДК 582.757.2 Бот. журн., 2006 г., т. 91, № 7

© Д. В. Гельтман

ВИДЫ ПОДСЕКЦИИ *CONICOCARPAE* СЕКЦИИ *PARALIAS* РОДА *EUPHORBIA* (*EUPHORBIACEAE*) ВО ФЛОРЕ СРЕДНЕЙ АЗИИ И ИРАНСКОГО НАГОРЬЯ

D. V. GELTMAN. SPECIES OF THE GENUS *EUPHORBIA* SECTION *PARALIAS* SUBSECTION *CONICOCARPAE* (*EUPHORBIACEAE*) IN THE FLORA OF MIDDLE ASIA AND IRANIAN HIGHLANDS

Ботанический институт им. В. Л. Комарова, РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс 234-45-12
E-mail: geltman@binran.ru
Поступила 22.08.2005
Окончательный вариант получен 28.12.2005

Средняя Азия и Иранское нагорье являются одним из центров современного разнообразия подсекции *Conicocarpae* (Prokh.) Prokh. секции *Paralias* Dumort. рода *Euphorbia* L. Установлено, что на рассматриваемой территории подсекция представлена 16 видами, из которых 12 эндемичны для нее. Предложено рассматривать *E. aellenii* Rech. f. как синоним *E. kopetdaghi* Prokh., *E. longicorniculata* Kitam. и *E. volkii* Rech. f. — как синонимы *E. sogdiana* M. Pop., *E. elwendica* Stapf — как синоним *E. cheiradenia* Boiss. et Hohen. Уточнено распространение ряда видов, особенно *E. gypsicola* Rech. f. et Aell., *E. malurensis* Rech. f. и *E. sogdiana* Prokh.

Ключевые слова: *Euphorbia*, секция *Paralias*, подсекция *Conicocarpae*, систематика, Средняя Азия, Иранское нагорье.

Средняя Азия и Иранское нагорье, составляющие ядро Ирано-туранской флористической области, несомненно, представляют собой один из центров разнообразия ряда таксономических групп рода *Euphorbia* L., в том числе и подсекции *Conicocarpae* (Prokh.) Prokh. секции *Paralias* Dumort. Обзора данной подсекции для этой территории до сих пор нет, хотя имеются работы по систематике рода для отдельных ее регионов. Для Средней Азии существует не потерявшая актуальности монография Я. И. Проханова (1933), его же обработка для «Флоры СССР» (Проханов, 1949), обработки для всей Средней Азии (Насимова, 1983) и ее отдельных стран (Пояркова, 1950; Никитина, 1957; Пазий, 1959; Гамаюнова, 1963; Кинзикаева, Шибкова, 1981). Иранскому нагорью уделялось значительно меньше внимания, а результаты изучения рода для всей его территории изложены только в обработке для «Flora Iranica» (Rechinger, Schiman-Czeika, 1964), вышедшей более 40 лет назад; горные районы Ирака отражены во «Флоре» этой страны (Radcliffe-Smith, 1980).

Данная работа представляет собой попытку дать единый взгляд на систематику данной группы для всей рассматриваемой территории. Ставилась задача в основном определить видовой состав подсекции и соотнести разные подходы в ее изучении, применявшиеся различными исследователями.

Средняя Азия в настоящей работе включает Казахстан, Киргизию, Узбекистан, Туркменистан и Таджикистан в их политических границах. Иранское нагорье при-

нято в границах «Flora Iranica» (исключая Талыш), т. е. включает Иран, Афганистан, горные части Ирака и Пакистана.

Работа основана главным образом на материалах Гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE); на ее завершающей стадии удалось изучить основные материалы Гербария Музея естественной истории в Вене (W) — важнейшего источника по флоре Иранского нагорья, привлекались также материалы других Гербариев (WU, G). Были учтены необходимые литературные источники.

Для каждого вида приводятся основная синонимика, сведения о locus classicus из протолога, типификации, экологических особенностях и географическом распространении, при необходимости даются примечания.

В обработке рода для «Флоры СССР» (Проханов, 1949, 1964) в данной подсекции было выделено 2 ряда: *Seguieriana* Prokh. (у автора — «*Seguierana*») и *Nicaeënses* Prokh. Позже украинские авторы (Дубовик, Клоков, 1977) описали еще ряды *Petrophilae* Klok. и *Stepposae* Dubovik. Следует отметить, что для территории бывшего СССР выделение рядов представляется достаточно обоснованным при следовании концепции ряда, применявшейся во «Флоре СССР» (объединение в пределах ряда преимущественно викарных географических рас). При рассмотрении флоры Иранского нагорья выделение рядов не представляется возможным. Во многих случаях не удается более или менее обоснованно выделить даже основные группы родства. Детальное выяснение родственных связей видов данной подсекции (и не только в пределах рассматриваемого региона) — задача будущего, для чего необходимо привлечение более обширного материала и проведение географического и экологического анализов.

Euphorbia L.

Sect. *Paralias* Dumort. subsect. *Conicocarpae* (Prokh.) Prokh., 1949, во Фл. СССР, 14 : 392. — *Tithymalus* Gaertn. sect. *Conicocarpus* Prokh., 1933, Сист. обз. молочаев Ср. Азии : 155.

Typus: *E. seguieriana* Neck.

Многолетние травянистые растения, иногда полукустарнички 10—70 см выс., голые или волосистые, иногда с опушением из очень мелких сосочковидных волосков, заметных при увеличении. Стебли прямостоячие или восходящие, 1—5 мм толщ. Листья различной формы, с неясным жилкованием. Нектарники трапециевидно-эллиптические, почковидно-эллиптические или полулунные, с рожковидными выростами (придатками) из ткани стенки циатия или без них. Плоды конические; семена на поперечном срезе закругленно-четырехгранные: с брюшной стороны гранистые, со спинной — закругленные, с придатком (карункулой), поверхность их гладкая или ямчатая.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ *EUPHORBIA SUBSECT. CONICOCARPAE* СРЕДНЕЙ АЗИИ И ИРАНСКОГО НАГОРЬЯ

1. Стебли и листья хотя бы частично коротко-волосистые . . . . 2.
+ Стебли и листья голые . . . . 5.
2. Нектарники без рожковидных выростов (придатков) . . . . 3.
+ Нектарники с рожковидными выростами . . . . 4.
3. Все растение довольно густо коротковолосистое. Листья с коротким острием на верхушке . . . . 14. *E. gypsicola*.
+ Опушение имеется только по стеблям. Листья без острия . . . . 13. *E. humilis*.

4. Лучи общего соцветия 5—15 см дл., многократно (4—5 раз и более) дихазиально или монохазиально разветвлены. Листья округлые или округло-эллиптические . . . . 11. *E. teheranica.*
+ Лучи общего соцветия до 5 см дл., 1 раз разветвлены. Листья продолговато-эллиптические, на верхушке заостренные . . . . 12. *E. sahendi.*
5 (1). Нектарники без рожковидных выростов (придатков) . . . . 6.
+ Нектарники хотя бы с короткими рожковидными выростами . . . . 8.
6. Стебли приподнимающиеся или восходящие, иногда прямостоячие, очень густооблиственные. Лучей верхушечного общего соцветия (8)10—20 . . . . 4. *E. decipiens.*
+ Стебли обычно прямостоячие, довольно редко облиственные. Лучей верхушечного общего соцветия 5—10(15) . . . . 7.
7. Стеблевые листья преимущественно продолговато-эллиптические. Семена ямчатые . . . . 6. *E. microsciadia.*
+ Стеблевые листья преимущественно линейные. Семена гладкие . . . . 1. *E. seguieriana.*
8 (5). Семена гладкие. Завязь и плоды нередко опушенные. Лопасти циатиев, расположенные между нектарниками, густоопушенные . . . . 2. *E. macroclada.*
+ Семена ямчатые. Завязь и плоды голые. Лопасти циатиев, расположенные между нектарниками, лишь по краю волосистые . . . . 9.
9. Нектарники полулунные, с «рожками», состоящими из оттянутой части самого нектарника и придатка из ткани стенки циатия, которые примерно равны или длиннее ширины нектарника . 10.
+ Нектарники закругленно-трапециевидные, иногда полулунные; «рожки» состоят обычно только из придатка из ткани стенки циатия, короче ширины нектарника . . . . 12.
10. Верхушечных лучей 7—10 . . . . 5. *E. malleata.*
+ Верхушечных лучей не более 5 . . . . 11.
11. Невысокие растения около 10 см выс. Лучи верхушечного общего соцветия 1—3 см дл. . . . . 16. *E. plebeja.*
+ Растения 20—50 см выс. Лучи верхушечного соцветия (3)5—10 см дл. . . . . 10. *E. sogdiana.*
12 (9). Лучей верхушечного общего соцветия 2—3(4) . . . . 13.
+ Лучей верхушечного общего соцветия (4)5—7 . . . . 14.
13. Лучей верхушечного общего соцветия 2 . . . . 8. *E. erythradenia.*
+ Лучей верхушечного общего соцветия 3—4 . . . . 7. *E. gedrosiaca.*
14. Столбики 1.5—2.5 мм дл.. . . . . 3. *E. cheiradenia.*
+ Столбики до 0.7—1.2 мм дл. . . . . 15.
15. Циатий снаружи коротковолосистый . . . . 15. *E. malurensis.*
+ Циатий снаружи голый . . . . 16.
16. Растение зеленоватое. Стеблевые листья продолговато-линейные . . . . 9. *E. kopetdaghi.*
+ Растение сизоватое. Стеблевые листья продолговато-эллиптические . . . . 6. *E. microsciadia.*

1. *E. seguieriana* Neck., 1770, Hist. Commentat. Acad. Elect. Sci. Theod.-Palat. 2 : 493. — *E. gerardiana* Jacq., 1778, Fl. Austr. 5 : 7. — *E. firma* Ledeb., 1850, Fl. Ross. 3 : 563. — *Tithymalus sequierianus* (Neck.) Prokh., 1933, Сист. обз. молочаев Ср. Азии : 163.

Описан из Средней Европы (долина Рейна). Lectotypus (Гельтман, 2005): [Icon] «Séguier, 1745, Pl. Veron. 1, tab. 3, f. 1.».

В степях и полупустынях, на песках, каменистых участках, по речным галечникам, песчаным и ракушечниковым берегам и косам, на залежах и пастбищах. Казахстан (кроме вост.), Узбекистан (Каракалпакия — Шербаев (1988)), Туркменистан, Иран (главным образом зап.), ?Пакистан. Общее распространение: Европа, Кавказ, Малая Азия, ?Китай (Синьцзян).

Автентичный гербарный материал *E. seguieriana* неизвестен. В протологе есть ссылка на рисунок, опубликованный в долиннеевской работе (S´eguier, 1745). Этот рисунок и был выбран в качестве лектотипа.

Экземпляр, на основании которого данный вид авторами «Flora Iranica» (Rechinger, Schiman-Czeika, 1964) приводился для Афганистана (Prov. Ghorat, Qala Chahrak (Sharak), 3 VIII 1962, N 19133, K. H. Rechinger (W)), относится к *E. jaxartica* Prokh. Образцов из Пакистана, цитированных во «Flora Iranica», я не видел и их правильное определение, так же как и указание этого вида для Китая (Ma, Wu, 1992), вызывает большие сомнения.

Для Туркменистана этот вид обычно приводился только для Больших Балханов, хотя Т. Насимова (1983) указывает его и для Копетдага. К сожалению, из Копетдага мне известны только образцы без зрелых семян, а иногда и без циатиев, которые лишь провизорно можно отнести к *E. seguieriana* (Западный Копетдаг, в 4—6 км к ВСВ от г. Эзетдаг, 11 V 1995, № 75, Т. Леонова (LE); южный склон Манаман б[лиз] Нухура Бахарденского р-на, 6 IX 1940, Н. Андросов (LE); Туркменистан, Центральный Копетдаг, подъем на вершину Чапандаг, у снежника, 2300 м, 14 VII 1928, № 689, B. A. Fedtschenko et al. (LE); там же, подъем на вершину Чапандаг, каменник у подножия вершины Чапандаг, 2600 м, 14 VII 1928, № 698, B. A. Fedtschenko et al. (LE)). Два последних образца ранее определялись как *E. humilis.*

Форма и размеры стеблевых листьев у *E. seguieriana* довольно изменчивы, однако выделение каких-либо географических или экологических рас на их основании довольно затруднительно, а на территории рассматриваемого региона вряд ли возможно. Более или менее заметны различия по признакам семян: так, у растений из Зап. Европы (кроме центральной части Среднедунайской (Паннонской) низменности) их длина обычно составляет 1.5—2 мм, в то время как в Восточной Европе и Средней Азии — 2.2—3 мм. Выражены также различия по признакам числа лучей верхушечного общего соцветия: «многолучевые» (17—30 лучей) особи (правда, встречающиеся вместе с «малолучевыми» (5—15 лучей)) известны с Балкан и из Малой Азии.

По указанным выше признакам из Болгарии был описан *E. niciciana* Borb. (= *E. esuloides* Velen.), близкий к *E. seguieriana.* Основными отличительными признаками его автор (Velenovský, 1886) считал значительно большее число верхушечных лучей (до 28), а также меньшие размеры плодов и семян. Б. Кузманов (1963, 1979) придавал признакам плодов и семян главное значение (длина семян у *E. seguieriana* 2.1—2.5 мм дл., у *E. niciciana* — 1.5—1.9 мм дл.) и отмечал, что *E. seguieriana* в Болгарии встречается только в долине Дуная, тогда как *E. niciciana* — в более южных горных районах.

K. H. Rechinger (1948) понизил ранг *E. niciciana* до подвида — *E. seguieriana* subsp. *niciciana* (Borb.) Rech. f., основываясь в основном только на различиях в числе верхушечных лучей. Эта же точка зрения принята в обработке для «Флоры Турции» (Radcliffe-Smith, 1982) и «Flora Iranica» (Rechinger, Schiman-Czeika, 1964), причем во второй сводке для Иранского нагорья приводится только subsp. *niciciana*.

Анализ имеющегося материала показывает, что 2 основных признака, по которым был описан *E. niciciana*, имеют различный характер географической изменчивости: растения с семенами до 2 мм дл. могут быть встречены практически по всей Западной Европе (в том числе и в долине Рейна — locus classicus *E. seguieriana*), а «многолучевые» особи сосредоточены только на Балканах и в прилежащих районах Малой Азии. Последние, по-видимому, не заслуживают более высокого ранга, чем разновидность.

На территории Средней Азии и Иранского нагорья *E. seguieriana* вообще не столь изменчив, как на Балканах и в Малой Азии: во всяком случае, среди известных нам образцов мы не нашли растений, идентичных упомянутым балканским «многолучевым» растениям. Поэтому даже если и выделять данные растения как подвид, его не следует приводить для рассматриваемого региона.

2. *E. macroclada* Boiss., 1844, Diagn. Pl. Orient. Nov., Ser. 1, 5 : 54. — *Tithymalus macrocladus* (Boiss.) Klotzsch et Garcke, 1859, Abh. Akad. Wiss. Berlin 1 : 97. — *Euphorbia schizoceras* Boiss., 1844, l. c., : 54. — *E. lorentii* Hochst., 1845, in H. Loret, Wan-

derungen : 344. — *E. syspirensis* K. Koch, 1849, Linnaea, 21 : 727. — *E. damascena* Boiss., 1853, l. c., 12 : 113. — *E. tinctoria* Boiss. et Huet, 1862, in DC., Prodr. 15, 2 : 166.

Описан из Малой Азии («in collibus argillosis ad orientem urbis Denisleh sitis»). Typus: «Denisleh, ad collibus argillosis, VI 1842, [Boissier]» (G!).

На остепненных открытых участках, в разреженных лесах, вдоль дорог. Ирак, Иран (зап.). Общее распространение : Закавказье, Малая Азия, Сирия, Ливан, Палестина.

3. *E. cheiradenia* Boiss. et Hohen., 1853, Diagn. Pl. Orient. Nov., Ser. 1, 12 : 112. — *E. schizadenia* Boiss. et Hohen., 1853, l. c., : 113, pro syn. — *E. bothriosperma* Boiss. et Kotschy ex Boiss., 1860, Cent. Euphorb. : 36. — *Tithymalus cheiradenius* (Boiss. et Hohen.) Klotzsch et Garcke, 1859, Abh. Akad. Wiss. Berlin, 1 :74. — *Euphorbia elwendica* Stapf, 1886, Denkschr. Akad. Wiss. Math.-Nat. Kl., 51 : 45.

Описан из Юго-Зап. Азии («in monte Elbrus [Elburs — ДГ.] Persiae borealis prope Passgala, in Mesopotamia circa Diarbekir»).

Lectotypus (Гельтман, 2005): «in monte Elbrus [Elburs — ДГ.] supra pagum Passgala, 21 V 1843, N 182, Th. Kotschy» (G-BOISS.!, iso. — LE!).

На каменистых участках, в разреженных лесах и кустарниковых зарослях, заброшенных землях, пастбищах, как сорное в посевах. Иран, Ирак (сев.). Общее распространение: Малая Азия.

Этот вид принимается здесь в широком смысле, с включением не только *E. bothriosperma* Boiss. et Kotschy ex Boiss. (трактовка, принятая во «Флоре Турции»), но и *E. elwendica* Stapf., рассматриваемого во «Flora Iranica» как самостоятельный вид. Исходя из имеющегося материала, можно прийти к заключению, что как *E. elwendica* рассматривались низкорослые и коротколистные экземпляры *E. cheiradenia*.

4. *E. decipiens* Boiss. et Buhse, 1860, Nouv. Mém. Soc. Nat. Moscou, 12 : 197. — *Tithymalus decipiens* (Boiss. et Buhse) Soják, 1972, Čas. Nár. Mus., Odd. Přir., 140 : 171.

Описан из Ирана. Lectotypus (Geltman, hic designatus): «Geb. [irge] zw. Isfahan u. Kuschan, im Thal v. Ssof, 22 V 1849, N 1449, Buhse» (LE!; iso. — G-BOISS!).

На каменистых склонах, вдоль дорог. Иран (центр.). Эндемик.

5. *E. malleata* Boiss., 1862, in DC., Prodr. 15, 2 : 152. — *Tithymalus malleatus* (Boiss.) Soják, 1972, Čas. Nár. Mus., Odd. Přir., 140 : 173.

Описан из Ирана («prope Ischredabad inter Jezd et Ispahan in Persia australi»). Typus: «prope Ischred-abad (inter Jezd et Isphahan), 4 V 1859, N 25, [Bunge]» (G-BOISS!; iso: — LE!).

?На каменистых участках. Иран (пров. Исфахан и Йезд). Эндемик.

Вид, известный по очень небольшому числу образцов и требующий дополнительного изучения.

6. *E. microsciadia* Boiss., 1846, Diagn. Pl. Orient. Nov., Ser. 1, 7 : 89. — *E. persepolitana* Boiss., 1846, l. c. : 92. — *E. striata* Boiss., 1846, l. c. : 91. — *Tithymalus microsciadius* (Boiss.) Klotzsch et Garcke, 1859, Abh. Akad. Wiss. Berlin, 1 : 74. — *Euphorbia striatella* Boiss., 1862, in DC., Prodr. 15, 2 : 152. — *E. isophylla* Bornm., 1908, Bull. Herb. Boiss. 2, 8 : 554. — *E. kazerouni* Parsa, 1948, Kew Bull. 3 : 227. — *E. yamashitae* Kitam., 1958, Acta Phytotax. Geobot. (Kyoto), 17 : 134.

Описан из Ирана («in alpe Kuh-Delu et Kuh-Daëna»). Lectotypus (Geltman, hic designatus): «in alpe Kuh-Delu, 11 VI 1842, N 487, Th. Kotschy» (G!, iso. — LE!).

На каменистых участках, вдоль дорог. Иран, Афганистан, Пакистан (Белуджистан). Эндемик.

Вид, весьма полиморфный как по форме стеблевых листьев, так и нектарников циатиев. Последние обычно лишены выростов (придатков), хотя иногда все же имеют короткие рожковидные выросты. Весьма вероятно его нахождение в Туркменистане, так как он известен из иранской части Копетдага (Prov. Khorosan, Kopet Dagh range, 45 km NNE of Shirvan, Kuh-e Alam, c. Cheshmeh-e Gabri, alt. 2500 m, 3 VII 1974, N 1244, J. R. Edmondson (W!)).

7. *E. gedrosiaca* Rech. f., Aell. et Esfand., 1951, Anz. Österr. Akad. Wiss., Math.-Naturwiss. Kl., 89 : 220. — *Tithymalus gedrosiacus* (Rech. f., Aell. et Esfand.) Soják, 1972, Čas. Nár. Mus., Odd. Přir., 140 : 172.

Описан из Ирана. Typus: «Prov. Balučistan: in ditione montis Tafran prope Sangon, ca. 1600 m, 19 V 1948, N 40746, K. H. et F. Rechinger» (W!).

На каменистых участках. Иран, Афганистан (Фарах). Эндемик.

Очень незначительно отличается от *E. erythradenia* и, весьма вероятно, может рассматриваться как его синоним.

8. *E. erythradenia* Boiss., 1846, Diagn. Pl. Orient. Nov., Ser. 1, 7 : 89. — *Tithymalus erythradenius* (Boiss.) Klotzsch et Garcke, 1859, Abh. Akad. Wiss. Berlin, 1 : 86.

Описан из Ирана («in monte Kuh-Ajub prope Persepolium»). Typus: «in m. Kuh-Ajub (monte Jobi) prope ruinas u. Persepolis, 19 V 1842, N 396, Kotschy» (G-BOISS!, iso. — LE!).

На каменистых участках. Иран (центр.). Эндемик.

9. *E. kopetdaghi* Prokh., 1933, Сист. обз. молочаев Ср. Азии : 158. — *E. fuhsii* Bornm. et Sint. ex O. et B. Fedtsch., 1916, Consp. Fl. Turkestan. 6 : 310, nom. nud. — *Tithymalus kopetdaghi* Prokh., 1933, l. c. : 158, nom. alt. — *Euphorbia aellenii* Rech. f., 1951, Anz. Österr. Akad. Wiss., Math.-Naturwiss. Kl., 89 : 220.

Описан из Туркменистана (Копетдаг). Lectotypus (Geltman, hic designatus): «Закасп. обл., Асхабад. у., горы Копетдаг, Каргиле-Нухур, по хребту, 28 V 1912, Михельсон, № 4454» (LE!, cum iso.).

На остепненных сухих горных склонах. Туркменистан (Копетдаг), Иран (сев. Хорасан). Эндемик.

По-видимому, эндемик Копетдага. Признаки *E. aellenii*, описанного из иранской части этой горной системы, вполне укладываются в пределы изменчивости *E. kopetdaghi*. K. H. Rechinger, автор описания *E. aellenii*, определял как *E. kopetdaghi* некоторые образцы из провинции Хорасан (Kopet Dagh, in altiplanitie («dasht») ad custodelam, substr. calc., 2100—2300 m, 12—13 VI 1975, N 53334, K. H. Rechinger (W); ad versuras argillosis inter Ziarat et Lujali, N Shirvan, 1150 m, 11 VI 1975, N 53233, K. H. Rechinger (W)), но не делал заключений о таксономических отношениях этих двух видов.

10. *E. sogdiana* M. Pop., 1923, Тр. Туркест. науч. об-ва 1 : 38. — *Tithymalus sogdianus* (M. Pop.) Prokh., 1933, Сист. обз. молочаев Ср. Азии : 156. — *Euphorbia longicorniculata* Kitam., 1958, Acta Geobot. Phytotax. (Kyoto), 17, 5 : 133 («longecorniculata»). — *E. volkii* Rech. f., 1963, Anz. Österr. Akad. Wiss., Math.-Naturwiss. Kl. : 53.

Описан из Средней Азии («in provinciis bucharicis Kitab ad pagum Dshaus..., Baldshuan, Denau, Hissar ... ad colles siccos argillosos»). Тип: «Туркестан, Бухарские владения, Китаб, у с. Джаус, 16 V 1916, М. Г. Попов» (TASH, iso. — LE!).

На каменистых, лесовидных и глинистых склонах в составе шибляка, редколесий, крупнотравья, и иногда на залежах и в посевах, на высоте 600—2100 м над ур. м. Узбекистан (юго-вост.), Таджикистан (зап., редко вост.), Афганистан (сев.-вост.). Эндемик.

Анализ типа и ряда других образцов *E. volkii* дает основание считать его синонимом *E. sogdiana*, особенно учитывая довольно значительную изменчивость последнего. *E. longicorniculata*, описанный из Афганистана, судя по описанию, выделяется 2—3 лучевым верхушечным общим соцветием, а также ветвящимися рожковидными придатками нектарников. Такие растения также вполне укладываются в пределы варьирования *E. sogdiana* и отмечаются в среднеазиатской части его ареала. Хотя мною и не был изучен тип этого вида, имеются сборы из его locus classicus, без сомнения относящиеся к *E. sogdiana*.

При принятом здесь понимании *E. sogdiana* выясняется, что он приурочен главным образом к системам Зарафшанского, Гиссарского и Дарвазского хребтов, а также низкогорьям Южного Таджикистана, в основном его западной части. По-видимому, довольно часто встречается и в северо-восточной части Афганистана, откуда мне известны следующие образцы (Mashad or Faisabad Bederkkshan, 3000′ alt., 19 V 1964, N 6107, P. Furse (LE); Faisabad district, 3500′ alt., 21 V 1964, N 6178, P. Furse (LE); Barak district (Waeduj Valley), 6000′ alt., 19 V 1964, N 6409, P. Furse (LE); prov. Taluqan, Namakab-Tal, Salzmine bei Taqca Khana, 1450 m, 20 VI 1965, N 11439, D. Podlech (LE); Kabul, on Lauterband — Sarobi road, 29 miles from Kabul, alt. 2239 m, 30 IV 1969, N 1004, T. F. Hewer (LE); Kabul, inter Sarobi et jugum Lataband, ca. 2200 m, 13 V 1967, N 34450, K. H. Rechinger (W, WU); prov. Kabul, in summo jugo Lataband, 2100 m, 20 VI 1965, N 31102, K. H. Rechinger (W, WU); Jagdalek, et. 7000 ft., 19 V 1937, W. Koeltz, N 11481 (W); Ost-Afghanistan, lehmig-schotteriger hang am Latarbandpaß, 2020 m, 28 V 1951, A. Gilli (W); Lataband, Artem-Steppe, 28 V 1951, Volk, N 1588 (W) — тип *E. volkii*; Kabul, Tisin, am Weg Kabul nach Dschelalabad, Steinhalde, 28 V 1935, G. Kerstan (W)).

11. *E. teheranica* Boiss., 1860, Cent. Euphorb. : 36. — *Tithymalus teheranicus* (Boiss.) Soják, 1972, Čas. Nár. Mus., Odd. Přir., 140 : 177.

Описан из Ирана («in lapidosis ad Teheran Persiae»). Lectotypus (Rechinger, Schiman-Czeika, 1964): «in arid. Teheran, N 5312, Aucher» (W!, iso. — G!LE!).

В каменистых пустынях. Иран (главным образом окр. Тегерана). Эндемик.

12. *E. sahendi* Bornm., 1910, Verh. Zool.-Bot. Ges. 60 : 171. — *Tithymalus sahendi* (Bornm.) Soják, 1972, Čas. Nár. Mus., Odd. Přir., 140 : 176.

Описан из Ирана. Typus: «Persia, Isperechan in m. Sahend lapidosis, I. A. Knapp, 4 VIII 1884» (WU!).

На каменистых участках. Иран (Зап. Азербайджан). Эндемик.

По общему габитусу сходен с *E. humilis*, но отличается нектарниками с короткими придатками, а также опушением поверхности плодов. Пока известен, по-видимому, только по типовому экземпляру. Возможно, является эндемиком вулканического горного массива Сахенд (Сехенд).

13. *E. humilis* C. A. Mey. ex Ledeb., 1830, Ic. Pl. Nov. 2 : 25, tab. 187. — *Tithymalus humilis* (C. A. Mey. ex Ledeb.) Klotzsch et Garcke, 1859, Abh. Akad. Wiss. Berlin, 1 : 67. — *Euphorbia korovinii* Pavl. 1933, Бюлл. Моск. общ. испыт. прир., Отд. биол. 42, 2 : 129.

Описан из Вост. Казахстана («in rupestribus versus cacumen montis Dschigilen soongoro-kirghisici trans fl. Irtysch»). Typus: «legi in ruperstribus versus cacumen montis Dschigilen, 18 VIII 1826, C. A. Meyer» (LE!).

По каменистым склонам и скалам, на осыпях в верхнем горном поясе. Казахстан (Центр. и Вост.), Узбекистан (верховья р. Ангрен — Пазий (1959)), Киргизия. Общее распространение: Китай (Синьцзян).

Ареал вида фрагментирован, что свидетельствует о его более широком распространении в прошлом: по мнению Проханова (1933), в периоды оледенений этот преимущественно горный вид мог распространяться в низкогорьях и на равнинах.

E. humilis указывался для Туркменистана (Копетдаг, Большие Балханы — Пояркова (1950), Насимова (1983)). Судя по гербарным образцам из этих местонахождений, имеющимся в LE, они, скорее всего, относятся к *E. seguieriana* (см. соответствующее примечание).

Другое указание этого вида для Туркменистана — Кюрендаг, урочище Тргой (Курбанов, 1988), основано на недостаточно развитых образцах, собранных весной (Кюрендаг, урочище Тргой, в 3 км к северо-востоку от горы Тргой, 22 IV 1982, Д. Курбанов (LE)). Из-за неразвитости листьев они внешне несколько похожи на *E. humilis*, однако, по моему мнению, все-таки относятся к *E. kopetdaghi*.

14. *E. gypsicola* Rech. f. et Aell., 1951, Anz. Österr. Akad. Wiss., Math.-Naturwiss. Kl., 89 : 218. — *Tithymalus gypsicola* (Rech. f. et Aell.) Soják, 1972, Čas. Nár. Mus., Odd. Přír., 140 : 172.

Описан из Ирана. Typus: «in deserto gypsaceo ad Sorkheh, circa 1600 m, 15 IV 1948, Rechinger et Aellen, N 2791» (W!, iso. — G!).

В гипсовых пустынях. Иран (Семнан, Курман). Эндемик.

Вид до последнего времени приводился только для окрестностей г. Сорхе (Sorkheh) из провинции Семнан. Мною к нему отнесены также экземпляры из более южной провинции Керман (prov. Kerman, Kerman, in monte Kuh-i-Dschupar, 12 VI 1892, N 4695, J. Bornmüller (LE); prov. Kerman, in monte Kuh-i-Sirdsch et Kuh-i-Nasr, 23—24 XI 1892, N 4694, J. Bornmüller (LE)), которые авторы «Flora Iranica» определяли как *E. erythradenia*. По-видимому, основным отличительным признаком этого вида является густое короткое опушение как стеблей, так и листьев.

15. *E. malurensis* Rech. f., 1963, Anz. Österr. Akad. Wiss., Math.-Naturwiss. Kl., 100, 4 : 52. — *Tithymalus malurensis* (Rech. f.) Soják, 1972, Čas. Nár. Mus., Odd. Přír., 140 : 173.

Описан из Афганистана. Typus: «Afghanistan, Malur Pass, on dry ground, in clumps, 4 X 1939, N 14094, W. Koeltz» (W!).

На каменистых, особенно гранитных склонах. Афганистан (провинции Меймене, Талукан, Бадгис, Герат, Газни, Бамиан, Каписа, Кабул, Урузган). Эндемик.

Хорошо выделяется коротковолосистым снаружи циатием. Приурочен к наиболее высокогорной части Афганистана, отмечается на высотах 2100—3100 м. Возможно, предпочитает выходы гранитов, во всяком случае, такая информация нередко имеется на этикетках образцов, происходящих из разных провинций, хотя есть указания и о встречаемости на известняковых субстратах.

Учитывая, что ранее в обработках цитировался только типовой экземпляр *E. malurensis*, целесообразно привести здесь отдельные образцы (по 1—2 образца из провинции), отнесенные мною к данному виду: prov. Taluqan, Khost-o-Fereng, am Zusammenfluß des Ecani-und des Mulmtales, Granit, 2100 m, 18 VII 1965, N 11886, D. Podlech (LE); prov. Taluqan, Khost-o-Fereng, Südseite des Yul-Passes zwischen

Khost und Fereng, Granitgrus, 2600 m, 19 VII 1965, N 11914, D. Podlech (LE); prov. Badghis, Nordhang des Kotal-e-Sabzak, 2490 m, 6 X 1969, N 16945, D. Podlech (LE); prov. Ghorat, Nordhang der band-e-Ghok an der Straße von Sharak nach Kamenj, 2800 m, 6 VI 1971, N 21940, D. Podlech (LE); prov. Ghorat, in declivibus borcalibus montis Kuh-Tscheling-Safed-Daraq (Pirestan) a Parjuman (Partcheman) meridiem versus, subst. calc., ca. 2600—2800 m, 31 VII—1 VIII 1962, N 19115, K. H. Rechinger (W); prov. Ghazni, O-Hänge de Arghandab-Tales 5 km O Sange Masha, 2470 m, 27 VI 1978, N 31842, D. Podlech (LE); prov. Ghazni, in valle flivi Arghandab prope Sang-i Masha, in declivibus saxotis gneiss, ca. 2400 m, 1 VIII 1962, N 17510, K. H. Rechinger (W); prov. Bamian, in monte Kuh-e Djoaschah (Josha) NW Panjao, substr. calc., ca. 2900 m, 24 VII 1962, N 18736, K. H. Rechinger (W); prov. Kapisa, Pandjir-Tal, 6 km oberhalb Kurt-Petal, 3100 m, Granitgrus, 17 VIII 1965, N 12415, D. Podlech (LE); prov. Kabul, vicinity of Panjao, steep stony slopes, alt. 2700 m, 3 VII 1962, N 4985, I. Hedge, P. Wendelbo (W); Groundi Mar (Tappeh Mar), entre Orozgan et Sangou, colline calcaire, 11 VI 1960, N 959, K. Lindberg (W).

16. *E. plebeia* Boiss., 1846, Diagn. Pl. Orient. Nov., Ser. 1, 7 : 93. — *Tithymalus plebeius* (Boiss.) Klotzsch et Garcke, 1859, Abh. Akad. Wiss. Berlin 1 : 86.

Описан из Ирана («in glareosis alpis Kuh-Delu»). Typus: «in glareosis alpis Kuh-Delu, 10 VI 1842, N 469, Th. Kotschy» (G-BOISS!, iso. — LE!).

На каменистых участках. Иран (Фарс). Эндемик.

Самый общий географический анализ видов подсекции показывает очень высокий уровень эндемизма для рассматриваемого региона (12 видов из 16). 3 вида, хотя и встречаются на сопредельных территориях, не выходят за пределы Ирано-туранской флористической области, и лишь *E. seguieriana* довольно широко распространен в других флористических областях. Некоторые виды приурочены к фитохорионам ранга флористических провинций и подпровинций А. Л. Тахтаджяна (1978), однако для точного ботанико-географического анализа необходимы дополнительные данные о географическом распространении целого ряда видов. Отдельные виды, по имеющимся данным, характеризуются довольно узким эндемизмом, однако на сегодняшний день не всегда ясно, являются ли они в действительности столь узкими эндемиками или это результат недостаточной изученности флоры рассматриваемой территории.

Благодарности

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 01-04-48427, 04-04-48758) и в рамках Программы президента РФ для поддержки ведущих научных школ (проект НШ-2198.2003.4).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гамаюнова А. П. Сем. Молочайные — *Euphorbiaceae* // Флора Казахстана. Алма-Ата, 1963. С. 62—108.

Гельтман Д. В. Род *Euphorbia* L. (*Euphorbiaceae*) во флоре Крыма, Кавказа и Малой Азии. III. Секция *Paralias* Dumort. // Новости сист. высш. раст. СПб., 2005. Т. 37. С. 134—151.

Дубовик О. Н., Клоков М. В. О некоторых крымских и кавказских молочаях и видовом составе рода в украинской флоре // Новости сист. высш. и низш. раст. 1976. Киев, 1977. С. 96—114.

Кинзикаева Г. К., Шибкова И. Р. Сем. Молочайные — *Euphorbiaceae* // Флора Таджикской ССР. Л., 1981. Т. 6. С. 427—471.

Кузманов Б. Таксономично проучване на видовите от род *Euphorbia* L. разпространени в България // Изв. Бот. ин-та. 1963. Кн. 12. С. 101—186.

Кузманов Б. Сем. Млечкови — *Euphorbiaceae* // Флора на Народна Република България. София, 1979. Т. 7. С. 110—177.

Курбанов Дж. Конспект флоры западных низкогорий и среднегорий Копетдага (Северо-Западный Копетдаг и другие низкогорья Западной Туркмении). Ашхабад, 1988. 260 с.

Насимова Т. Сем. *Euphorbiaceae* — молочайные // Определитель растений Средней Азии. Ташкент, 1983. Т. 7. С. 47—79.

Никитина Е. В. Сем. Молочайные — *Euphorbiaceae* // Флора Киргизской ССР. Фрунзе, 1957. Т. 7. С. 509—539.

Пазий В. К. Сем. *Euphorbiaceae* — молочайные // Флора Узбекистана. Ташкент, 1959. Т. 4. С. 82—123.

Пояркова А. И. Сем. *Euphorbiaceae* — молочайные // Флора Туркмении. Ашхабад, 1950. Т. 5. С. 44—74.

Проханов Я. И. Систематический обзор молочаев Средней Азии. М.; Л., 1933. 241 с.

Проханов Я. И. Род молочай — *Euphorbia* L. // Флора СССР. М.; Л., 1949. Т. 14. С. 304—495.

Проханов Я. И. Конспект системы молочаев СССР. Добавления и изменения // Новости сист. высш. раст. Л., 1964. С. 226—237.

Тахтаджян А. Л. Флористические области Земли. Л., 1978. 248 с.

Шербаев Б. Ш. Флора и растительность Каракалпакии. Нукус, 1988. 304 с.

Ma J. S., Wu C. Y. A synopsis of Chinese *Euphorbia* L. s. l. (*Euphorbiaceae*) // Collect. Bot. 1992. Vol. 21. P. 97—120.

Radcliffe-Smith A. Euphorbia L. / Ed. by P. H. Davis. Flora of Turkey and the East Aegean Islands. Edinburgh, 1982. Vol. 7. P. 571—630.

Radcliffe-Smith A. Euphorbiaceae // Flora of Iraq. Baghdad, 1980. Vol. 4. P. 309—362.

Rechinger K. H. Ergebnisse einer botanischen Reise nach dem Iran, 1937. V. Teil. // Ann. Naturhist. Mus. Wien, 1948, Bd 56. S. 200—245.

Rechinger K. H., Schiman-Czeika H. Euphorbiaceae / Ed. by K. H. Rechinger. Flora Iranica. Graz, 1964. N 6. 48 S. + 20 tab.

Séguier J. F. Plantae Veronenses, seu stirpium reperiuntur methodica synopsis. Veronae, 1745. Vol. 1. 516 p.

Velenovský J. Beiträge zur Kenntniss der Bulgarischen Flora // Abh. Böhm. Ges. Wiss. (Math.-Nat.). 1886, Folge 7. Bd 1. S. 1—47.

SUMMARY

Middle Asia and Iranian Highland are one of the centres of the modern diversity of *Euphorbia* sect. *Paralias* subsect. *Conicocarpae*. The subsection is represented on the territory in question by 16 species including 12 endemics. Several taxonomic novelties are proposed: to treat *E. aellenii* Rech. f. as a synonym of *E. kopetdaghi* Prokh., *E. longecorniculata* Kitam. and *E. volkii* Rech. f. — as synonyms of *E. sogdiana* M. Pop., *E. elwendica* Stapf — as a synonym of *E. cheiradenia* Boiss. et Hohen. The geographical distribution of several species, especially *E. gypsicola* Rech. f. et Aell., *E. malurensis* Rech. f. and *E. sogdiana* is updated.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 574.55

© И. Р. Левенец, А. В. Скрипцова, Л. И. Попова

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ В ЗАЛИВЕ ПЕТРА ВЕЛИКОГО ЯПОНСКОГО МОРЯ

I. R. LEVENETZ, A. V. SKRIPTSOVA, L. I. POPOVA. FLORISTIC RECORDS IN PETER THE GREAT BAY, THE SEA OF JAPAN

Институт биологии моря ДВО РАН
690041 Владивосток, ул. Пальчевского, 17
Факс (4232) 31-09-31
E-mail: iralevenetz@rambler.ru
Поступила 11.04.2005
Окончательный вариант получен 14.02.2006

Флора водорослей дальневосточных морей дополнена видом *Ulvella lens* Crouan (*Chlorophyta*), флора залива Петра Великого (Японское море) 3 видами: *Rhodophysema odonthaliae* Masuda et M. Ohta, *Neorhodomela sachalinensis* (Masuda) Perest. (*Rhodophyta*) и *Endophyton ramosum* Gardn. (*Chlorophyta*).

Ключевые слова: *Rhodophyta*, *Chlorophyta*, *Ulvella lens*, *Endophyton ramosum*, *Neorhodomela sachalinensis*, *Rhodophysema odonthaliae*, залив Петра Великого, Японское море.

Материалом для данной работы послужили сборы эпибионтов 8-летнего приморского гребешка Mizuhopecten yessoensis (Jay) в юго-западной части залива Петра Великого (бухты Сивучья и Калевала) в августе 1998 г., в июне и августе 1999 г., а также сборы красных водорослей *Neorhodomela larix* subsp. *aculeata* (Masuda) Peterst. в бухте Сивучьей в сентябре 1996 г. и *Grateloupia turuturu* Yam. в северо-восточной части Амурского залива в прибрежной зоне г. Владивостока в сентябре 2003 г. При таксономической обработке были обнаружены 1 вид зеленых водорослей, новый для флоры дальневосточных морей России, и 3 вида водорослей, новых для флоры залива Петра Великого Японского моря. Ниже приводятся их описания.

Endophyton ramosum Gardner, 1909 : 372, tab. 14, fig. 3, 4; Виноградова, 1979 : 64, рис. 36; Клочкова, 1996 : 20.

Слоевище микроскопическое, нитчатое. Горизонтальные и вертикальные нити неправильно разветвленные, состоят из цилиндрических или искривленных клеток 4—7 мкм шир. Отношение ширины клеток к их длине 2—6 : 1. Конечные клетки вертикальных нитей веретеновидные или яйцевидные, 5—10 мкм шир. Волоски не развиваются. Хлоропласт с 1 пиреноидом.

Эндофит, найден в северо-восточной части Амурского залива вблизи г. Владивостока в сентябре 2003 г. в тканях женского гаметофита *Grateloupia turuturu* (глубина 0—0.4 м, твердый субстрат). Наблюдался в значительном количестве в период созревания карпоспор у водоросли-хозяина и «старения» слоевища. Активное развитие эндофита в коровом слое *Grateloupia turuturu*, особенно обильное в разрушающихся участках, вызывало «пятнистость» окраски талломов водоросли—хозяина.

Широко распространенный в бореальных водах вид. Северная Пацифика: моря Берингово, Охотское, Татарский пролив, о-в Монерон, северное и среднее Приморье (Виноградова, 1979; Клочкова, 1996, 1998), Британская Колумбия—Калифорния (Abbott, Hollenberg, 1976; Silva, 1979; Scagel et al., 1989; Hansen, 1997).

Ulvella lens Crouan (P. L:. Crouan, H. M. Crouan, 1859 : 288—289, tab. 22E, fig. 25—28; Виноградова, 1979 : 73, рис. 46).

Слоевище микроскопическое, ярко-зеленое, дисковидное, 1.5 мм в диам. 2—3-слойное в середине и однослойное по краю. Клетки с поверхности в центре слоевища плотно расположенные, округлые или изодиаметрические, 5—10 (15) мкм в диам. краевые клетки прямоугольные, часто вильчато разделенные, 15—20 мкм дл. и 3—4 мкм шир. Волосков нет. Пиреноид 1 или отсутствует.

Найден в выбросах в бухте Сивучьей Японского моря в сентябре 1996 г. Эпифит *Neorhodomela larix* subsp. *aculeata*.

Широко распространенный в бореальных и тропических водах вид. Северная Пацифика: Вьетнам (Pham-Hoàng, 1969), Японские острова (Yoshida et al., 1990; Yoshida, 1998), Калифорния (Abbott, Hollenberg, 1976), Гавайские острова (Abbott, Huisman, 2004).

Rhodophysema odonthaliae Masuda, M. Ohta, 1981 : 16, Fig. 1, 2; Перестенко, 1994 : 50; Клочкова, 1996 : 198, рис. 157.

Слоевище корковидное, плотно прилегающее к субстрату, 2—5 мм в поперечнике, 40—80 мкм толщ. в фертильной части. Клетки периталлия 5—7 × 4—8 мкм. Парафизы прямые или изогнутые, из 3—8 клеток 5—6 × 4—7 мкм.

Низкобореальный, амфипацифический вид: Британская Колумбия—Калифорния (Перестенко, 1994), Японские острова (Yoshida et al., 1990; Yoshida, 1998), южные Курильские острова, Татарский пролив, Северное Приморье (Клочкова, 1996, 1998).

Эпифит, на морских травах и водорослях, в верхней сублиторали. Найден в юго-западной части залива Петра Великого в бухте Калевала в эпибиозе верхних створок гребешка на глубине 7 м в августе 1999 г. на слоевищах зрелого тетраспорофита *Mazzaella japonica* (Mikami) Perest.

Neorhodomela sachalinensis (Masuda) Perest. (Перестенко, 1984 : 44, 1994 : 192, табл. XLVII, 5 — *Rhodomela sachalinensis* Masuda, 1982 : 241, fig. 17—21, tab. 3, 4; Клочкова, 1996 : 236, рис. 188).

Слоевище 9—16 см дл. Ветвление правильное, спиральное, 2—3-го порядков, ветви до 1.2 мм шир. Шипики тонкие, простые, 2—2.5 мм дл. Клетки сердцевины 60—100 мкм шир. Отношение ширины клеток к длине 10—20 : 1. Цистокарпы без перистома, широкоовальные, 220—320 × 250—380 мкм. Карпоспоры 20—30 × 40—80 мкм.

В нижнем горизонте литорали и в верхней сублиторали. Найден в юго-западной части залива Петра Великого в бухте Сивучьей на глубине 10—13 м в августе 1998 г. и июне 1999 г. на створках гребешка Mizuhopecten yessoensis. С карпоспорами.

Низкобореальный, пацифический приазиатский вид. Японские острова (Yoshida et al., 1990; Yoshida, 1998), острова южные Курильские, Сахалин, Монерон (Перестенко, 1994; Клочкова, 1996, 1998; Кусакин и др., 1997).

Благодарности

Авторы благодарят сотрудников Лаборатории альгологии БИН РАН К. Л. Виноградову и Л. П. Перестенко за консультации при определении видов, а также И. И. Овсянникову (ИБМ ДВО РАН) за предоставленный материал по эпибионтам гребешка.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Виноградова К. Л. Определитель водорослей дальневосточных морей СССР. Зеленые водоросли. Л., 1979. 146 с.

Клочкова Н. Г. Флора водорослей-макрофитов Татарского пролива и особенности ее формирования. Владивосток, 1996. 289 с.

Клочкова Н. Г. Водоросли-макрофиты дальневосточных морей России: Дис. ... д-ра биол. наук. Петропавловск-Камчатский, 1998. 277 с.

Кусакин О. Г., Иванова М. Б., Цурпало А. П. Список видов животных, растений и грибов литорали дальневосточных морей России. Владивосток, 1997. 167 с.

Перестенко Л. П. Красные водоросли дальневосточных морей России. СПб., 1994. 331 с.

Перестенко Л. П. Новые виды водорослей дальневосточных морей СССР // Новости сист. низш. раст. 1984. Т. 21. С. 41—50.

Abbott I. A., Hollenberg G. J. Marine algae of California. Stanford. California, 1976. 827 p.

Abbott I. A., Huisman J. M. Marine green and brown algae of the Hawaiian Islands. Honolulu, 2004. 259 p.

Crouan P. L., Crouan H. M. Notice sur quelques espèce et genres nouveaux d'algues marines de la Rade de Brest // Ann. Sci. Naturelles, Botanique Ser. 1859. Vol. 4. N 12. P. 288—292.

Gardner N. L. New *Chlorophyceae* from California // University of California Publications in Botany. 1909. Vol. 3. P. 371—375.

Hansen G. I. A revised checklist and preliminary assessment of the macrobenthic marine algae and seagrasses of Orgeon // Conservation and Management of Native Flora and Fungi / Ed. by T. N. Kaye, A. Liston, R. M. Love, D. L. Luoma, R. J. Meinke, M. V. Wilson. 1997. P. 175—200.

Masuda M., Ohta M. Taxonomy and life history of *Rhodophysema odonthaliae* sp. nov. (*Rhodophyta*) // Japanese Journal of Phycology. 1981. Vol. 29. P. 15—21.

Masuda M. A systematic study of the tribe *Rhodomeleae* (*Rhodomelaceae*, *Rhodophyta*) // Journal of the Faculty of Science, Hokkaido University, Series V (Botany). 1982. Vol. 12. P. 209—400.

Pham-Hoàng H. Rong biên Viêtnam. Saigon, 1969. 558 p.

Scagel R. F., Gabrielson P. W., Garbary D. J. et al. A synopsis of the benthic marine algae of British Columbia, southeast Alaska, Washington and Oregon // University of British Columbia. 3. Phycological Contributions. 1989. 532 p.

Silva P. C. The benthic algal flora of central San Francisco Bay // San Francisco Bay: the Urbanized Estuary / Ed. by T. J. Conomos. 1979. P. 287—345.

Yoshida T., Nakajima Y., Nakata Y. Check-list of marine algae of Japan (revised in 1990) // Japanese Journal of Phycology. 1990. Vol. 38. P. 269—320.

Yoshida T. Marine algae of Japan. Tokyo, 1998. 1222 p.

SUMMARY

The endophyte *Ulvella lens* Crouan (*Chlorophyta*) is first recorded for the Russian Far East Seas. *Rhodophysema odonthaliae* Masuda et M. Ohta, *Neorhodomela sachalinensis* (Masuda) Perest. (*Rhodophyta*) and *Endophyton ramosum* Gardn. (*Chlorophyta*) are recorded for Peter Great Bay (the Sea of Japan) for the first time.

УДК 582.29 (470.312) Бот. журн., 2006 г., т. 91, № 7

© А. В. Гудовичева

НОВЫЕ ДЛЯ СРЕДНЕРУССКОЙ ВОЗВЫШЕННОСТИ ВИДЫ ЛИШАЙНИКОВ

A. V. GUDOVICHEVA. LICHEN SPECIES NEW TO THE MID-RUSSIAN UPLANDS

Полярно-альпийский ботанический сад-институт КНЦ РАН
184256 Мурманская обл., Кировск-6
Факс (81531) 5-30-07
E-mail: lichen@aprec.ru
Поступила 16.04.2004
Окончательный вариант получен 20.04.2005

Обсуждаются находки 5 новых для Среднерусской возвышенности и мало известных в Европейской России видов лишайников с территории Тульской обл., особенности их экологии и отличительные признаки.
Ключевые слова: лишайники, новые виды, Тульская обл., Среднерусская возвышенность.

В период работ по изучению лишайников Тульской обл. нами обнаружены 5 новых для Среднерусской возвышенности видов, для которых известны единичные местонахождения на территории Европейской России.

Наиболее интересной в лихенофлористическом отношении оказалась юго-восточная часть территории области (Ефремовский р-н), что обусловлено ее физико-географическими особенностями. Сильно изрезанный рельеф долины р. Красивая Меча (правый приток Дона), выходы карбонатных пород девона и кварцитовидных песчаников нижнего мела по берегам реки и балкам, сочетание лесной и лугово-степной растительности создают уникальные условия для произрастания интересных и редких видов лишайников. Среди немногочисленных литературных сведений по лишайникам Тульской обл. имеются данные о находке редкого аркто-альпийского вида *Hymenelia epulotica* (Ach.) Lutzoni на карбонатах Красивомечья (Еленкин, 1911). В настоящее время на этой же территории нами обнаружены еще 4 вида: *Arthonia lapidicola* (Taylor) Branth et Rostr., *Dimelaena oreina* (Ach.) Norman, *Fellhanera bouteillei* (Desm.) Vězda, *Leptogium tenuissimum* (Dicks.) Körb., которые являются новыми для Среднерусской возвышенности и редкими на территории Центральной России. На северо-западе Тульской обл. на предлагаемой к охране территории «Остепненный склон у д. Варушицы» (резерват «Окской флоры», Суворовский р-н) (Шереметьева и др., 1998), отмечено местонахождение *Lecanora persimilis* (Th. Fr.) Nyl., которое является вторым указанием вида для России.

Образцы приводимых видов хранятся в гербарии KPABG (Полярно-альпийский ботанический сад-институт ПАБСИ КНЦ РАН, г. Кировск), дубликаты переданы в LE (Ботанический институт им. В. Л. Комарова, г. Санкт-Петербург). Названия таксонов приводятся по R. Santesson (Santesson et al., 2004).

Arthonia lapidicola (Taylor) Branth et Rostr. — Ефремовский р-н, в 1 км к юго-западу от пос. Шилово, правый берег р. Красивая Меча, 53°11′ с. ш., 38°32′ в. д., 160 м над ур. м., разнотравный луг на вершине склона около автомобильной трассы, на глыбе разрушающегося бетона, 20 VII 2002, А. Гудовичева, № 04-0345 (KPABG), № L1535 (LE). Произрастал вместе с *Phaeophyscia nigricans* (Flörke) Moberg, *Ph. orbicularis* (Neck.) Moberg, *Sarcogyna regularis* Körb. и другими видами родов *Lecania*, *Lecanora*, *Verrucaria*.

Вид встречается на карбонатных или силикатных, покрытых известняковой пылью мелких камнях, реже на глыбах, скалах, а также на черепице и каменных оградах (Wirth, 1995).

От близкого *A. patellulata* Nyl., произрастающего на коре деревьев, *A. lapidicola* отличается наличием зеленых водорослей в талломе и приуроченностью к известняковым субстратам (Определитель..., 1977). Другой морфологически сходный вид *A. arthonioides* (Ach.) A. L. Sm. встречается на силикатных скалах, имеет трех-, четырехклеточные споры, против двухклеточных у *A. lapidicola*, и водоросли рода *Trentepohlia* в талломе (Wirth, 1995).

Распространение в России: Тульская, Оренбургская области, о-в Новая Земля, Якутия, Чукотка.

Dimelaena oreina (Ach.) Norman — Ефремовский р-н, в 0.5 км к востоку от с. Козье, степной склон по левому берегу р. Красивая Меча, геологический памятник природы «Конь-Камень», 53°16′ с. ш., 38°28′ в. д., 180 м над ур. м., на поверхностях глыбы кварцитовидного песчаника, экспонированных на юг и восток, 20 VII 2001, А. Гудовичева, № 04-0348 (KPABG), № L 1532 (LE). Основными сопутствующими видами являются *Aspicilia cinerea* (L.) Körb, *Candelariella vittelina* (Hoffm.) Müll. Arg., *Physcia dubia* (Hoffm.) Lettau, *Scoliciosporum umbrinum* (Ach.) Arnold.

Встречается в горных, горно-аридных и аридных районах России на твердых силикатных породах. Для равнинной части Европейской России указаны единичные находки вида. Ближайшие местонахождения известны по образцам Гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова (LE) из Волгоградской обл., с Урала и Кавказа. В литературе *Dimelaena oreina* приводится также для Самарской, Саратовской, Ульяновской областей (Шустов, 2002), в Ленинградской обл. — известен только по данным J. A. Weinmann, опубликованным в 1837 г. (Заварзин и др., 1999). Образцы вида, местонахождения которых цитируем, в доступных нам гербариях (LE, KPABG) не были обнаружены. В Тульской обл. *Dimelaena oreina* произрастает в равнинных условиях на северной границе лесостепной зоны.

Распространение в России: Ленинградская, Тульская, Волгоградская, Самарская, Саратовская, Ульяновская области, Кавказ, Урал, Сибирь, Дальний Восток.

Fellhanera bouteillei (Desm.) Vězda — Ефремовский р-н, в 1 км к западу от д. Дубики, поросший лесом крутой склон западной экспозиции на левом берегу р. Красивая Меча, комплексный памятник природы — урочище «Пожар», 53°13′ с. ш., 38°28′ в. д., 160 м над ур. м., в липово-осоковом лесу с участием березы в древостое, поверх замшелой глыбы известняка на талломе *Peltigera praetextata* (Flörke ex Sommerf.) Zopf., 08 VIII 2003, А. Гудовичева, № 04-0347 (KPABG), № L1533 (LE). Встречен в лишайниковой группировке с *Leptogium tenuissimum* (Dicks.) Körb., *Myxobilimbia sabuletorum* (Schreb.) Hafellner.

Fellhanera bouteillei, собранный нами, на талломе *Peltigera praetextata*, в тропиках и субтропиках является облигатным эпифильным лишайником, в более северных широтах произрастает на листьях и живых веточках *Abies*, *Picea*, *Buxus*, на веточках *Rubus*, *Vaccinium*, может встречаться на коре лиственных пород и даже на каменистом субстрате (Santesson, 1952). Микроскопические размеры *F. bouteillei* и закрепленное за ней в ключах определителей (Голубкова, 1966; Wirth, 1995) понятие «эпифильного» затрудняют идентификацию лишайника. В настоящее время нет исчерпывающих сведений о распространении и экологии *F. bouteillei* в Европе. Вид является чувствительным к аэрозагрязнению оксидом серы (IV) (Kärnefelt et al., 1990: — цит. по Poelt, Vězda, 1992) и антропогенно инициированным сукцесси-

онным изменениям старовозрастных лесов, проявляющихся в загущении кустарникового яруса (Poelt,Vězda, 1992). Некоторые авторы считают вид редким, находящимся под угрозой исчезновения (Motiejūnaitė, 1999; Vitikainen et al., 1997; Wirth, 1995), и предполагают, что «пригодные» для него местообитания могли сохраниться, например, в Западной Европе только в лесах, расположенных в глубоких оврагах (Poelt, Vêzda, 1992).

Относительно широкие (3—6 мкм) исключительно двухклеточные споры *F. bouteillei* — основной отличительный признак от близкого рода *F. subtilis* (Vězda) Diederich et Sérus, характеризующегося более узкими (до 4 мкм) преимущественно четырех- (реже двух-) клеточными спорами (Wirth, 1995).

Распространение в России: Мурманская, Московская, Тульская области; Кавказ, Северный Урал.

Lecanora persimilis (Th. Fr.) Nyl. — Суворовский р-н, 1 км к востоку от д. Варушицы, склон южной экспозиции на правом берегу р. Свабодь, территория «Остепненный склон у д. Варушицы», 54°12′ с. ш., 36°20′ в. д., 148 м над ур. м., на коре березы, отдельно стоящей на остепненном склоне, с северной стороны ствола, на высоте около 1.3 м от его основания, 03 VII 2002, А. Гудовичева, № 04-0349 (KPABG), № L1536 (LE). Произрастал вместе с *Caloplaca holocarpa* (Hoffm. ex Ach.) A. E. Wade, *Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr.

Эпифитный лишайник, встречается преимущественно на почти нейтральной коре лиственных деревьев. *L. persimilis* отличается от морфологически сходного вида *L. sambuci* (Pers.) Nyl., имеющего сумки с 12—32 спорами и светлый слоевищный край, восьмиспоровыми сумками и плоским до слегка выпуклого коричнево-красным диском, окруженным одноцветным с ним или слегка более светлым краем, что создает впечатление биаторинового апотеция (Определитель лишайников..., 1971; Wirth, 1995). Основными отличительными признаками рассматриваемого вида от *L. fuscescens* (Sommerf.) Nyl., произрастающего на кислой коре деревьев или древесине, являются приуроченность к субстрату с более высоким уровнем pH коры, а также более плоский диск с сохраняющимся краем апотеция (Wirth, 1995).

Распространение в России: Ленинградская, Тульская области.

Leptogium tenuissimum (Dicks.) Körb. — Достаточно широко распространен в России, однако на Среднерусской возвышенности не был известен ранее. В Тульской обл. выявлено 3 местонахождения вида в пределах Ефремовского р-на. В 1 км к западу от д. Дубики, поросший лесом крутой склон на левом берегу р. Красивая Меча, экспонированный на запад, комплексный памятник природы — урочище «Пожар», 53°13′ с. ш., 38°28′ в. д., 160 м над ур. м., в липово-осоковом лесу с участием березы в древостое, на замшелом известняковом валуне, 08 VIII 2003, А. Гудовичева, № 04-0346 (KPABG), № L1534 (LE). Произрастает вместе с *Fellhanera bouteillei* (Desm.) Vězda, *Myxobilimbia sabuletorum* (Schreb.) Hafellner, *Peltigera praetextata* (Flörke ex Sommerf.) Zopf. — В 2 км к северо-востоку от д. Вязово, на правом берегу р. Красивая Меча, склон северо-западной экспозиции, урочище «Камни», 51°12′ с. ш., 38°28′ в. д., 135 м над ур. м., на выступающей над водой глыбе песчаника в русле реки, среди зеленых мхов, вместе с *Lecanora muralis* (Schreb.) Rabenh., 19 VII 2002, А Гудовичева, № 04-0350 (KPABG). — Окр. с. Красногорское, левый берег р. Красивая Меча, геологический памятник природы «Красная гора», 53°16′ с. ш., 38°28′ в. д., 180 м над ур. м., в условиях остепненного луга поверх глыбы кварцитовидного песчаника, на почве. Среди зеленых мхов вместе с *Clado-*

nia symphycarpia (Flörke) Fr., *Diploschistes muscorum* (Scop.) R. Sant., *Placynthiella icmalea* (Ach.) Coppins et P. James, 07 VIII 03, А. Гудовичева, № 04-0351 (KPABG).

На территории исследования вид встречается на кислых каменистых субстратах среди мхов в затененных, влажных местообитаниях преимущественно в пойме реки, реже на карбонатных почвах в густых дернинах мха в умеренно ксерофитных условиях. По-видимому, *L. tenuissimum* на юго-востоке Тульской обл. встречается не очень редко, в местообитаниях, соответствующих его экологическим требованиям.

L. tenuissimum отличается от близкого *L. lichenoides* (L.) Zahlbr. параплектенхимным строением таллома. Он достаточно близок к обитающему на растительных остатках и гнилой древесине *L. subtile* (Schrad.) Torss., но в отличие от последнего имеет более крупные рассеянные апотеции (1—2 мм в диам) с сильно вогнутым диском, более развитый таллом с рассеченными широкими и плоскими лопастями, по краю которых формируются мелкие апикальные коралловидные выросты. Другой близкий вид *L. teretiusculum* (Wallr.) Arnold в отличие от *L. tenuissimum* характеризуется почти цилиндрическими, прямо приподнимающимися над субстратом, коралловидными лопастями таллома. Кроме того, эти два вида имеют различную экологию: *L. teretiusculum* произрастает в основном на деревьях с грубой корой, *L. tenuissimum* приурочен к замшелым почвам. (Отличительные признаки видов рода *Leptogium* приводятся по работам P. M. Jørgensen (1994), V. Wirth (1995)).

Распространение в России: север, северо-запад и центральная часть Европейской России, Поволжье, Кавказ, Урал, Сибирь, Дальний Восток.

Полученные нами данные подтверждают ценность уже существующих особо охраняемых природных территорий (комплексный памятник природы — урочище «Пожар») с лихенологической точки зрения. Находка *Dimelaena oreina* является основанием для изменения статуса памятника природы «Конь-Камень» с «геологического» на «комплексный», а *Lecanora persimilis* — дополнительным аргументом для присвоения статуса «особо охраняемой природной территории» остепненному склону в окр. д. Варушицы.

Благодарности

Автор выражает благодарность Г. П. Урбанавичюсу (ПАБСИ) за помощь в определении видов и консультации при написании статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Голубкова Н. С. Определитель лишайников Средней полосы европейской части СССР. Л., 1966. 256 с.

Еленкин А. А. Флора лишайников Средней России. Юрьев, 1911. Ч. 3, 4. 684 с.

Заварзин А. А., Катенина О. А., Котлов Ю. В., Соколов С. В. Лишайники Санкт-Петербурга и Ленинградской области // Тр. Санкт-Петербургского об-ва естествоиспытателей СПб., 1999. Т. 2. Сер. 6. С. 210—260.

Определитель лишайников СССР. Пертузариевые, Леканоровые, Пармелиевые. Л., 1971. Вып. 1. 412 с.

Определитель лишайников СССР. Веррукариевые — Пилокарповые. Л., 1977. Вып. 4. 344 с.

Шереметьева И. С., Шереметьев П. Б., Большаков Л. В. Сеть комплексных и флористических объектов Тульской области, нуждающихся в охране // Формирование экологической сети Центра Русской равнины. Матер. Второй конф. по программе «Сердце России». М., 1998. С. 55—62.

Шустов М. В. Лишайники Приволжской возвышенности // Новости систематики низших растений. СПб., 2002. Т. 35. С. 185—203.

Jørgensen P. M. Further notes on European taxa of the lichens genus Leptogium, with emphasis on the small species // Lichenologist. 1994. Vol. 26. N 1. P. 1—29.

Motiejūnaitė J. Checklist of lichens and allied fungi of Lithuania // Botanica *Lithuanica*. 1999. Vol. 5. N 3. P. 251—269.

Poelt J., Vězda A. Ein Vorkommen foliicoler Flechten in der Steiermark // Herzogia. 1992. Bd 9. P. 239—246.

Santesson R. Foliicolous lichens I. A revision of the taxonomy of the obligately foliicolous lichenized fungi // Symb. Bot. Upsala, 1952. Vol. 12. N 1. 590 p.

Santesson R. Moberg R., Nordin A. et al. Lichenforming and lichenicolous fungi of Fennoscandia. Museum of Evolution, Uppsala University. 2004. 359 p.

Vitikainen O., Ahti T., Kuusinen M., Lommi S., Ulvinen T. Checklist of lichens and allied fungi of Finland. Helsinki, 1997. 123 p.

Wirth V. Die Flechten Baden Württembergs. Stuttgart, 1995. Teil 1. 527 S.

SUMMARY

The lichen species *Arthonia lapidicola*, *Dimelaena oreina*, *Fellhanera bouteillei*, *Lecanora persimilis* and *Leptogium tenuissimum* are first recorded for the Mid-Russian Uplands.

УДК 582.29 (571.62) Бот. журн., 2006 г., т. 91, № 7

© И. Ф. Скирина

НОВЫЙ ДЛЯ ЛИХЕНОФЛОРЫ РОССИИ ВИД *LETHARIELLA TOGASHII* (*PARMELIACEAE*) С ЮГА ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА

I. F. SKIRINA. *LETHARIELLA TOGASHII* (*PARMELIACEAE*), A NEW SPECIES TO THE LICHEN FLORA OF RUSSIA FROM THE SOUTHERN FAR EAST

Тихоокеанский институт географии ДВО РАН
690041 Владивосток, ул. Радио, 7
Факс (4232) 31-21-59
E-mail: geogr@tig.dvo.ru
Поступила 27.07.2005
Окончательный вариант получен 29.12.2005

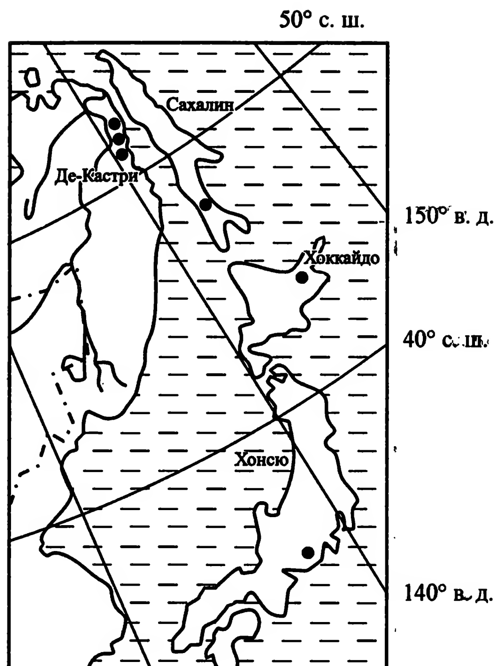
Обсуждается находка нового для лихенофлоры России вида *Lethariella togashii* (Asahina) Krog, приводятся данные его местонахождении.
Ключевые слова: лишайники, *Lethariella togashii*, Сихотэ-Алинь, Сахалин.

При обработке коллекции лишайников, собранных автором в 2001, 2005 гг. на Северном Сихотэ-Алине и в 2004 г. на о-ве Сахалин, обнаружен новый для флоры России вид лишайника *Lethariella togashii* (Asahina) Krog.

Вид *L. togashii* был известен только из Японии (острова Хонсю и Хоккайдо), где он произрастает в горных районах в пределах высот 900—1000 м над ур. м. на веточках пихты сахалинской (*Abies sachalinensis* Fr. Schmidt) и ели Глена (*Picea glehnii* (Fr. Schmidt) Mast.) (Krog, 1976; Ohmura, Kashiwadani, 1997).

Lethariella togashii (Asahina) Krog, Norw. J. Bot., 23 (2) : 95 (1976) [1975] [=*Letharia togashii* Asahina, J. Jap. Bot., 1952, 27 : 295].

Таллом, свисающий, до 20 см дл., дряблый с дихотомическим или нерегулярным ветвлением, бледно-коричневый, у более молодых частей с желтым оттенком ветвей, прикрепляется к субстрату псевдогомфом. Веточки почти цилиндрические, но чаще сильно сплюснутые, продольно бороздчатые, 1.2—1.4 мм в диам., в местах ветвления 1.5—2.5 мм шир., постепенно утончающиеся к кончикам, часто с раз-



Распространение *Lethariella togashii* (Asahina) Krog (черные кружки).

двоенными вершинками. Коровой слой тонкий (20—30 мкм толщ.), мягкий. Сердцевина паутинистая, с желтоватым оттенком, особенно в более молодых частях ветвей. Центральный цилиндр 0.4—2.0 мм в диам., твердый, тонкий (занимает менее половины диаметра ветви), эластичный. Соредии, изидии и фибриллы отсутствуют. Апотеции неизвестны. Коровой слой и отчасти сердцевина от К слабо желтеют, со временем окраска становится более яркой, особенно в молодых частях; от КС, С и Р не изменяются. Содержит атранорин в коровом слое, вульпиновую кислоту и тритерпеноиды в сердцевинном слое. Отмечены также два неидентифицированных лишайниковых вещества (тритерпеноид и алифатическое вещество).

Наши образцы в основном соответствуют диагнозу вида, но имеют незначительные отклонения: таллом имеет нежно зеленовато-беловато-серый оттенок. Бороздки на коровом слое местами прерывистые.

От других видов рода *Lethariella togashii* отличается твердой эластичной осью, отсутствием в коровом слое оранжевого пигмента — канарионовой кислоты, наличием вульпиновой кислоты в сердцевинном слое.

Распространение в России — юг Дальнего Востока (Хабаровский край, побережье Татарского пролива; о-в Сахалин). За пределами России — Япония (острова Хонсю и Хоккайдо) (см. рисунок).

Изученные образцы: Хабаровский край, побережье Татарского пролива, мыс Каменный (52°05′ с. ш., 141°41′ в. д.), 50 м над ур. м., 16 IX 2001; залив Чихачева, мыс Давыдова (51°29′ с. ш., 140°50′ в. д.), 100 м над ур. м., 9 IX 2001; бухта Табо (51°37′ с. ш., 140°51′ в. д.), 140 м над ур. м., 5 XII 2005; Сахалинская обл., о-в Сахалин, подножие хр. Жданко (48°4′ с. ш., 142°30′ в. д.), 180 м над ур. м., 28 VII 2004 (см. рисунок). Произрастает в елово-пихтовых лесах на веточках ели иезской (*Picea jezoensis* (Siebold & Zucc.) Carr.) и пихты белокорой (*Abies nephrole-*

pis (Trautv.) Maxim.). В окрестности бухты Табо вид встречается часто, а в остальных местах сбора — единичными экземплярами.

Lethariella togashii можно охарактеризовать как субокеанический вид с охотско-сахалино-японским ареалом, так как он по флористическому районированию Земли (Тахтаджян, 1978) распространен в двух флористических областях — в Циркумбореальной области в Охотско-Камчатской провинции и в Восточно-Азиатской области в Сахалино-Хоккайдской и Японо-Корейской провинциях. Флора этих областей отличается чрезвычайным богатством и своеобразием видов, в том числе и эндемичных, к которым, несомненно, относится *Lethariella togashii.* Условия произрастания на территории ареала очевидно сходны: для них характерны повышенная влажность воздуха, затененность, невысокие температуры. В более теплых южных районах на островах Хоккайдо и Хонсю *Lethariella togashii* произрастает в пределах высот 900—1000 м, в районе Де-Кастри и на Сахалине значительно ниже — 50—180 м над ур. м. Наиболее оптимальные условия для роста и развития, скорее всего, находятся на побережье Татарского пролива, в бухте Табо, где вид распространен наиболее широко. В других частях ареала *Lethariella togashii* встречается редко.

Благодарности

Автор выражает глубокую благодарность Л. С. Степаненко за определение состава лишайниковых кислот в исследованных образцах лишайников.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Тахтаджян А. Л. Флористические области Земли. Л., 1978. 248 с.

Krog H. Lethariella and *Protousnea*, two new lichen genera in the *Parmeliaceae* // Norw. J. Bot. 1976. Vol. 23. N 2. P. 83—106.

Ohnura Y., Kashiwadani H. Lichen of Mt. O-akan and its adjacent areas, Hokkaido, Japan // Bull. Natn. Sci. Mus., Tokyo, Ser. B. 1997. Vol. 23. N 1. P. 1—24.

SUMMARY

The record of *Lethariella togashii* (Asahina) Krog, a new species to the lichen flora of Russia, is reported. The species description and data on its locality are given.

ЧИСЛА ХРОМОСОМ

УДК 502.75 : 576.316.7 (571.6)

© Н. С. Пробатова,[1] Э. Г. Рудыка,[1] В. Ю. Баркалов,[1] И. А. Нестерова,[2] С. Г. Кудрин,[3] Е. А. Чубарь[4]

ЧИСЛА ХРОМОСОМ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ ИЗ ЗАПОВЕДНИКОВ ПРИМОРСКОГО КРАЯ И ПРИАМУРЬЯ

N. S. PROBATOVA, E. G. RUDYKA, V. Yu. BARKALOV, I. A. NESTEROVA, S. G. KUDRIN, E. A. CHUBAR J. CHROMOSOME NUMBERS OF VASCULAR PLANTS FROM NATURE RESERVES OF THE PRIMORSKY TERRITORY AND THE AMUR RIVER BASIN

[1] Биолого-почвенный институт ДВО РАН
690022 Владивосток, пр. 100 лет Владивостоку, 159
E-mail: probatova@ibss.dvo.ru
[2] Сихотэ-Алинский биосферный заповедник
пос. Терней Приморского края
[3] Хинганский заповедник
пос. Архара Амурской области
[4] Дальневосточный морской биосферный заповедник Института биологии моря ДВО РАН
Владивосток
Поступила 10.10.2005

Приводятся числа хромосом (2n) для 59 видов природной и инвазивной флоры заповедников российской части бассейна Амура и Приморья (восточная часть Приморского края), из 56 родов и 29 семейств. Впервые установлены числа хромосом у 18 видов: *Carex ussuriensis* Kom., *Caulinia tenuissima* (A. Br. ex Magnus) Tzvel., *Dianthus woroschilovii* Barkalov et Probat., *Dysophylla yatabeana* Makino, *Heteropappus meyendorffii* (Regel et Maack) Kom., *Hierochloë helenae* Probat., *Linaria melampyroides* Kuprian., *Lycopus hirtellus* Kom., *Minuartia laricina* (L.) Mattf., *Neottia papilligera* Schlechter, *Neoussuria olgae* (Maxim.) Tzvel., *Potentilla rugulosa* Kitag., *Pulsatilla archarensis* Kudrin, *Ranunculus turczaninovii* (Luferov) Worosch., *Rhamnus ussuriensis* Ja. Vassil., *Scutellaria dependens* Maxim., *S. krasevii* Kom. et I. Schischk., *S. ternejica* Probat. Для некоторых видов даны новые (неизвестные ранее) числа хромосом. Ряд видов исследован впервые в Российской Федерации (РФ) или — на российском Дальнем Востоке.
Ключевые слова: числа хромосом, сосудистые растения, флора, заповедник, бассейн Амура, Амурская обл., Хабаровский край, Япономорский бассейн, Приморский край.

Публикуемые данные получены при кариологическом изучении флоры заповедников южной части Дальнего Востока России: Хинганского (Амурская обл.), «Бастак» (Еврейская автономная область), Большехехцирского и Ботчинского (Хабаровский край), Сихотэ-Алинского биосферного, Ханкайского, Уссурийского, Лазовского, Дальневосточного морского биосферного и заповедника «Кедровая Падь» (Приморский край). Сюда нами включены также некоторые образцы из окрестностей заповедников. Все эти данные составляют часть многолетнего изучения чисел хромосом у видов флоры российского Дальнего Востока (РДВ).

Числа хромосом определила преимущественно Э. Г. Рудыка, а в некоторых случаях — с пометкой А. С. — А. П. Соколовская (эти данные или оставались неопубликованными при жизни автора, или они были уточнены впоследствии), образец с пометкой С. Ш. определила С. А. Шаталова. Комментарии составила и сообщение подготовила Н. С. Пробатова. Инвазивные виды (заносные и одичавшие из культу-

ры) отмечены значком +. Звездочкой (*) отмечены впервые исследованные виды, и впервые установленные числа хромосом. Обозначения: ХК — Хабаровский край, ПК — Приморский край, АО — Амурская обл.

Для сокращения количества источников в аннотациях к видам ссылки даны преимущественно на справочные издания и «индексы», содержащие соответствующие работы разных авторов.

Aceraceae

Acer mandshuricum Maxim., **2n = 26.** Приморский край (далее — ПК), Уссурийский р-н, заповедник «Уссурийский», ключ Петровский, смешанный лес на склоне сопки, 13 V 2004, № 9197, В. Баркалов.

Преимущественно китайско-корейский вид широколиственных лесов, заходящий в южную часть Приморского края. Для него было известно два определения хромосом (2n = 26), одно из них — из Приморского края, п-ов Муравьева-Амурского (Стародубцев, 1989), более раннее относится к началу 1930-х годов (Хромосомные..., 1969).

Asteraceae

+*Arctium lappa* L., **2n = 36.** ПК, Ханкайский р-н, заповедник «Ханкайский», участок «Журавлиный», на пустыре у дома, 1 IX 1992, № 7277, В. Баркалов.

Европейско-западноазиатско-южноазиатский сорный вид, занесенный во многие регионы и страны. На российском Дальнем Востоке (далее — РДВ), где он распространен в южной половине региона, также считается заносным. Вид на РДВ исследован впервые. Наши данные совпадают с подавляющим большинством литературных источников (2n = 36), однако некоторые авторы приводят для *A. lappa* («*A. majus*») также 2n = 18, 32, 34 (Хромосомные..., 1969; Агапова и др., 1990; Index..., 1981, 1984, 1990, 1991, 1994, 1998, 2000, 2003).

Artemisia macilenta (Maxim.) Krasch., **2n = 36.** ПК, западный берег оз. Ханка, заповедник «Ханкайский», участок «Сосновый», п-ов Пржевальского, песчаные холмы, 2 VII 2005, № 9822, В. Баркалов.

Амурский скально-отмельный вид: эндем бассейна Амура (?), факультативный псаммофит. До последнего времени число хромосом у *A. macilenta* не было известно, но недавно оно было получено из Забайкалья (Коробков, Коцеруба, 2003) и нами — на побережье оз. Ханка, в районе пос. Турий Рог, по сборам В. П. Верхолат (2n = 36). Это первые определения хромосом у вида на РДВ.

Bidens tripartita L., **2n = 48.** ПК, Тернейский р-н, Сихотэ-Алинский биосферный заповедник, окр. пос. Терней, левобережье р. Серебрянки, берег долинного озера, 23 IX 2001, № 8786, И. Нестерова.

Почти космополитный прибрежно-отмельный и сорный вид. На РДВ он представлен в южной материковой части региона. По-видимому, тетраплоид (4x, при x = 12). Ситуация осложняется на юге Приморья, где, как мы предполагаем, также обитает более высокополиплоидный (с 2n = свыше 80: см. Агапова и др., 1990) и, по-видимому, гибридогенный вид, который мы называли *B. taquetii* Lévl. et Vaniot, к чему с сомнением относился В. Ю. Баркалов, более склонный синонимизировать *B. taquetii* с *B. tripartita*. Однако из стран Восточной (а также Юго-Восточной и

Южной) Азии для «*B. tripartita*» в литературе иногда приводили высокополиплоидные числа хромосом: например, 2n = 72, 96 — из Китая (Index..., 1990), в то время как подавляющее большинство авторов для *B. tripartita* сообщают 2n = 48 (Хромосомные..., 1969; Агапова др., 1990; Májovský et al., 1987; Index..., 1981, 1988, 1990, 1994. 1996, 1998, 2000, 2003). Необходимы дальнейшие исследования видов этого родства на РДВ.

Galatella dahurica DC., **2n = 18.** ХК, Большехехцирский заповедник, левобережье р. Чирка, суходольный разнотравный луг, 20 IX 1994, № 7168, А. Мельникова.

Восточносибирско-дальневосточный опушечно-луговой вид, который на РДВ встречается по Амуру и в Приморье. На РДВ число хромосом у него исследовано впервые. Из Сибири (Прибайкалья) для *G. dahurica* приводили числа хромосом 2n = 18 и 36, предполагающие у вида два уровня плоидности — 2x и 4x (см.: Агапова и др., 1990). Представляет интерес изучение распределения хромосомных рас в ареале вида.

Heteropappus meyendorffii* (Regel et Maack) Kom., **2n = 18. ПК, западное побережье оз. Ханка, заповедник «Ханкайский», участок «Сосновый», залив Казачий, остепненный разнотравный луг, 19 V 2004, № 9220, В. Баркалов.

Амуро-японский скально-луговой вид. На РДВ он наиболее представлен в юго-западной части Приморского края. Описан с оз. Ханка. Число хромосом у вида определено впервые.

Paraixeris denticulata (Houtt.) Nakai, **2n = 10.** Амурская обл. (далее — АО), Архаринский р-н, Хинганский заповедник, в 50 км к северо-западу от ж.-д. станции Архара, урема р. Буреи, 20 IX 2003, № 9653, Т. Кузнецова.

Восточноазиатско-южноазиатский (преимущественно амуро-японский) скально-отмельный вид, выходит и на морские побережья. Ранее число хромосом у *P. denticulata* (2n = 10) было нами определено на юге Приморья: на материковом побережье и на островах залива Петра Великого (см.: Агапова и др., 1990 и новые данные). Ныне этот вид исследован близ северной границы его ареала. В литературе для вида приводится почти исключительно это число хромосом 2n = 10, также из Японии и Китая, под разными (синонимичными) названиями (в родах *Lactuca*, *Ixeris*, *Youngia*), однако дважды было указано число хромосом 2n = 18 (из Китая), возможно относящееся к другому виду, и более вероятное — 2n = 20 (Хромосомные..., 1969; Index..., 1991, 1996, 2003). Очень полиморфный вид.

+*Senecio vulgaris* L., **2n = 38.** ПК, Ханкайский р-н, заповедник «Ханкайский», участок «Речной», кордон «Лузанова сопка», песчано-галечный берез оз. Ханка, 3 IX 1992, № 7276, В. Баркалов.

Почти космополитный отмельный и сорный вид, распространен практически по всему РДВ. На РДВ и в Российской Федерации (далее — РФ) вид исследован впервые. Число хромосом 2n = 38 иногда приводили для *S. vulgaris* (также из Японии), однако наиболее обычно для него 2n = 40, а в целом в очень обширной литературе для вида указывали 2n = 37, 38, 40, 41 (Хромосомные..., 1969; Index..., 1981, 1984, 1985, 1988, 1990, 1991, 1994, 1998, 2003).

Syneilesis aconitifolia (Bunge) Maxim., **2n = 52.** ПК, западное побережье оз. Ханка, заповедник «Ханкайский», участок «Сосновый», коса Пржевальского, дубняк с лещиной на песчаной гриве, 19 VI 2004, № 9280, В. Баркалов.

Амуро-корейский опушечно-луговой вид, на РДВ наиболее распространенный на Среднем Амуре и в южной половине Приморского края. Существовало единственное определение числа хромосом для вида — из Приморского края, относящееся к 1960-м годам: 2n = 52 (Хромосомные..., 1969).

Boraginaceae

Trigonotis radicans (Turcz.) Stev. (*T. coreana* Nakai), ***2n = 24.** ПК, Уссурийский р-н, заповедник «Уссурийский», ключ Петровский, смешанный лес на склоне сопки, 13 V 2004, № 9181, В. Баркалов.

Амуро-корейский скально-лесной вид. До сих пор существовало единственное определение числа хромосом у этого вида — 2n = 44 (Пробатова и др., 1998), где, скорее всего, 2n = 48. Однако несколько наших новых определений подтверждают 2n = 24. Преимущественно восточноазиатский род *Trigonotis* Stev. еще очень слабо исследован в кариологическом отношении: были известны виды с 2n = 36 и 48 (см.: Хромосомные..., 1969), что позволяет предполагать здесь основное число хромосом x = 6. Необходимы подтверждения существования двух цитотипов у вида.

Campanulaceae

Platycodon grandiflorus (Jacq.) A. DC., **2n = 18.** ПК, западное побережье оз. Ханка, заповедник «Ханкайский», побережье оз. Ханка, коса Пржевальского, редколесье, 8 VIII 2003, № 9057, Е. Булах.

Представитель монотипного рода, преимущественно амуро-японский лугово-степной и скальный вид, выходящий и на морские побережья, где встречается на приморских береговых склонах и скалах. Большой интерес представляет замечание А. Е. Кожевникова (1996) об отличиях у прибрежноморского экотипа этого степного вида, который, возможно, представляет особый таксон. Число хромосом у вида определено впервые для РФ. В литературе имеются данные из Китая и Японии: 2n = 18, изредка также 2n = 16, 28 и 36 (Хромосомные..., 1969; Index..., 1968, 1984, 1988, 1990, 1991).

Caryophyllaceae

Dianthus superbus L., **2n = 30.** ХК, Ботчинский заповедник, бассейн р. Мульпа (приток р. Ботчи), у дороги, 15 VIII 1999, № 8101, М. Крюкова.

Евразиатский скально-луговой вид, очень полиморфный. *D. superbus* на РДВ нами был недавно исследован также на о-ве Монерон близ южной оконечности Сахалина (2n = 30, наши данные), но в материковой части РДВ он исследован впервые. Многократные определения числа хромосом у *D. superbus*, в том числе из Сибири, а также из Японии и Кореи, преимущественно показали 2n = 30, однако сообщаются и полиплоидные числа хромосом 2n = 60 и 90 (см.: Хромосомные..., 1969; Агапова и др., 1990; Index..., 1981, 1985, 1988, 1990, 1991, 1996, 2000, 2003).

*****D. woroschilovii* Barkalov et Probat. (*D. chinensis*, subsp. *reflexus* Worosch.), **2n = 30.** ПК, Тернейский р-н, Сихотэ-Алинский биосферный заповедник, урочище Голубичное, берег моря, 15 IX 2002, № 8917, И. Нестерова. Это название для вида публикуется во «Флоре российского Дальнего Востока. Дополнения и изменения...» (Пробатова, Кожевников, Баркалов и др., 2006).

Эндем восточного макросклона Сихотэ-Алиня (пока известен только из Дальнегорского и Тернейского районов Приморского края). Выходит на морское побережье. Вид отличается от *D. amurensis* Jacques тонкими неветвящимися стеблями, светло-зелеными узкими листьями (1—3 мм, а не 4—8 мм шир.), шиловидно заостренными и косо вверх торчащими (а не листоватыми и отогнутыми наружу) наруж-

ными прицветными чешуями. От *D. versicolor* Fisch. ex Link он отличается неветвящимися слегка угловатыми стеблями, узкими листьями (1—3 мм, а не 4—7 мм шир.), перпендикулярно отогнутыми от стебля или вниз направленными (а не косо вверх направленными); узкими прицветными чешуями, более или менее отстоящими от чашечки (а не широкими и прижатыми к ней). Описан из Дальнегорского р-на Приморского края (с. Мономахово). Исследован впервые.

Minuartia laricina* (L.) Mattf., **2n = 26. АО, Архаринский р-н, в 50 км к юго-востоку от пос. Архара, в 10 км от ж.-д. ст. Урил, разреженный остепненный дубняк на южном склоне, близ границы Хинганского заповедника, 17 IX 2004, № 9446, Н. Пробатова, С. Кудрин.

Восточносибирско-дальневосточный скально-степной вид. На РДВ этот вид наиболее распространен на Верхнем и Среднем Амуре. Число хромосом у *M. laricina* не было известно. В сложном полибазическом роде *Minuartia* L. диплоидное число хромосом 2n = 26 (x = 13) встречается нередко.

Moehringia lateriflora (L.) Fenzl, **2n = 48.** ПК, западное побережье оз. Ханка, заповедник «Ханкайский», участок «Сосновый», залив Казачий, ивняк, 19 V 2004, № 9217, В. Баркалов.

Восточноевропейско-североамериканский преимущественно лесной вид, чрезвычайно полиморфный и с широкой экологической амплитудой. Относительно малоисследованный вид. Для *M. lateriflora* с Западной Чукотки указывали 2n = 48 (см.: Агапова и др., 1990), мы также получили недавно с Курильских островов 2n = 48 (наши данные), и это же число приводили из Северной Америки (Index..., 1985). У других видов рода (*M. trinervia* (L.) Clairv. и др.) выявляется 2n = 24 (Агапова и др., 1990; Index..., 1981, 1988). Однако из Приморского края (окр. г. Владивостока) для *M. lateriflora* было приведено 2n = 36 (Гурзенков, 1995).

Neoussuria olgae* (Maxim.) Tzvel. (*Melandrium olgae* Maxim.), **2n = 24. ПК, Тернейский р-н, окр. пос. Терней, бухта Малая, прибрежные скалы, 13 VI 2004, № 9309, И. Нестерова.

Эндем восточного макросклона Сихотэ-Алиня, скально-осыпной вид. Выходит на морское побережье. Описан из Приморского края (бухта Ольга). Вид исследован в кариологическом отношении впервые.

Stellaria longifolia Muehl. ex Willd., **2n = 26.** ПК, Ханкайский р-н, заповедник «Ханкайский», участок «Сосновый», сырые песчаные участки между береговым валом и вейниковым болотом, 19 V 2004, № 9239, В. Баркалов.

Голарктический лугово-болотный вид, широко распространенный почти во всех районах РДВ. Тем не менее на РДВ этот вид нами изучен впервые. Диплоидное число хромосом 2n = 26 у *S. longifolia* константно: оно приводится для этого вида во всех литературных источниках (Хромосомные..., 1969; Index..., 1985, 1990, 1991, 2000, 2003), и в частности из Якутии (Жукова, Петровский, 1987).

Cuscutaceae

+*Cuscuta campestris* Yunck., ***2n = 14.** ХК, Большехехцирский заповедник, охранная зона, 4-й км трассы Бычиха—Казакевичево, на обочине дороги, 30 VIII 1993, № 7149, Н. Пробатова.

Североамериканский сорняк, заносный на РДВ, где он известен на юге Хабаровского и Приморского краев. Распространяется в РФ и к западу от РДВ. Мы нашли в

литературе для *C. campestris* числа хромосом 2n = 28 и 56 (Хромосомные..., 1969; Index..., 1988, 1991, 2003). Тем не менее для некоторых других видов этого рода уже было известно 2n = 14 (Агапова и др., 1990; Index..., 1984, 1988, 1994, 1996). По-видимому, в РФ этот вид нами изучен впервые.

Cyperaceae

Carex ussuriensis* Kom., **2n = 18—24. ХК, Большехехцирский заповедник, экологический профиль близ вершины «высоты 943 м», лес, 2 IX 1993, № 7094, В. Селедец.

Этот амуро-корейский лесной вид наиболее обычен в южной половине Приморского края. Вид исследован в кариологическом отношении впервые.

Dipsacaceae

Scabiosa lachnophylla Kitag., **2n = 18.** ПК: Тернейский р-н, Сихотэ-Алинский заповедник, бухта Благодатная, 1998 г., № 7702, И. Нестерова (С. Ш.); западное побережье оз. Ханка, заповедник «Ханкайский», участок «Сосновый», залив Казачий, остепненный луг, 19 V 2004, № 9211, В. Баркалов.

Амуро-корейский скально-луговой вид. В последнее время он был исследован нами также на побережье оз. Ханка, близ пос. Турий Рог (Пробатова и др., 2004). Диплоидное число хромосом 2n = 18 у *S. lachnophylla*, очевидно, константно. Других данных для вида в литературе не найдено.

Euphorbiaceae

Securinega suffruticosa (Pall.) Rehd., **2n = 26.** ПК, залив Петра Великого, Дальневосточный биосферный морской заповедник, о-в Фуругельма, окрестности бухты Северной, склон морской террасы, в пределах птичьего базара. 19 IX 2000, № 8736, Е. Чубарь.

Преимущественно амуро-корейский (?) скальный вид, кальцефит. На РДВ он представлен главным образом в юго-западной части Приморского края, но выходит и к морскому побережью. Очень слабо исследованный вид: кроме нашего (более раннего) определения хромосом у *S. suffruticosa* (2n = 26, из Лазовского заповедника: см.: Агапова и др., 1990) имеется указание 2n = 12 из Приханковья, Турий Рог (Стародубцев, 1989). Больше никаких данных для вида нет, так что это последнее число нуждается в новых подтверждениях. Что же касается 2n = 26, то это число хромосом уже было известно в роде *Securinega* Comm. ex Juss. (Хромосомные..., 1969).

Gentianaceae

Gentiana triflora Pall., **2n = 26.** ПК, Тернейский р-н, Сихотэ-Алинский биосферный заповедник, урочище Шандуй, оз. Большое (Царское), верхняя каменистая часть берегового склона, 21 VIII 2004, № 9701, И. Нестерова.

Восточносибирско-дальневосточный луговой вид. На РДВ этот вид был недавно нами исследован также на Сахалине. Число хромосом (2n = 26) было известно для *G. triflora* из Байкальской Сибири, а также его приводили из Японии (Агапова и др., 1990; Index..., 1988, 1991).

Grossulariaceae

Ribex palczewskii (Jancz.) Pojark., **2n = 16.** ПК, Уссурийский р-н, заповедник «Уссурийский», долина р. Суворовки, у кордона, долинный лес, 14 V 2004, № 9199, В. Баркалов.

Амуро-корейский (?) долинно-лесной вид, с еще не выясненным до конца ареалом за пределами РДВ. Ранее число хромосом у вида было определено только однажды — в Приморском крае (Майхе-Даубихинское плато): 2n = 16 (см.: Агапова и др., 1990).

Hydrocharitaceae

Hydrilla verticillata (L. fil.) Royle, **2n = 16.** ПК, заповедник «Ханкайский», участок «Сосновый», коса Арсеньева, в озерце, 20 VI 2004, № 9273, В. Баркалов; заповедник «Ханкайский», п-ов Пржевальского, на сплавине, 29 VII 2002, № 8869, В. Баркалов.

Евразиатско-африканский водный вид, заносный в Северной Америке. На РДВ он встречается преимущественно в бассейне Амура, а также на крайнем юге Приморья. Число хромосом у *H. verticillata* на РДВ было исследовано всего однажды — в Амурской обл., у с. Новокиевский Увал (2n = 16, см.: Агапова и др., 1990). В обширной литературе для этого вида приводятся числа хромосом 2n = 16, 24, 32 (Хромосомные..., 1969; Index..., 1968, 1981, 1984, 1988, 1990, 1991, 1996, 1998, 2003), но наиболее часто — 2n = 16. Н. Н. Цвелёв (1987) предполагает, что на РДВ также представлены постоянно стерильные популяции с триплоидным числом хромосом 2n = 24, которые принадлежат к самостоятельному виду *H. lithuanica* (Andrz. ex Bess.) Dandy, однако пока они здесь не выявлены, хотя 2n = 24 (наряду с 2n = 16) постоянно сообщают для *H. verticillata* из Японии. Необходимы дальнейшие исследования вида на РДВ.

Lamiaceae

Amethystea caerulea L., **2n = 26.** ХК, Большехехцирский заповедник, песчаные отмели правого берега р. Уссури, 31 VIII 1993, № 7147, Н. Пробатова.

Центральноазиатско-южносибирско-дальневосточный скально-отмельный и полусорный вид, представитель монотипного рода. На РДВ он распространен преимущественно в бассейне Амура, а также в Приморье; как редкое заносное отмечен на Сахалине. *A. caerulea* еще слабо исследован в кариологическом отношении: для него существовали очень немногочисленные данные, 2n = 20 и 26 (см.: Агапова и др., 1990; Пробатова, Соколовская, 1995). В настоящее время мы считаем, что у этого вида достоверно лишь 2n = 26, а 2n = 20, скорее всего, является следствием ошибки на каком-то этапе обработки нашего материала. Других данных в литературе нет. Необходимы дальнейшие исследования этого вида в его ареале.

Dysophylla yatabeana Makino*, **2n = 34. АО, Архаринский р-н, в 30 км к западу от пос. Архара, Хинганский заповедник, Антоновское лесничество, окрестности оз. Клешинское, берег оз. Круглое, сплавина, у воды, 17 IX 2004, № 9505, Н. Пробатова, С. Кудрин.

Амуро-японский водно-болотный вид. Очень редкое и оригинальное растение флоры РДВ. В РФ вид встречается очень спорадично — на Среднем Амуре, а также

на крайнем юге и юго-западе Приморского края. Обитает *D. yatabeana* на болотистых берегах озер и на сплавинах. Размножается, по-видимому, в основном вегетативным путем с помощью коротких веретеновидных столонообразных органов, посредством которых перезимовывает. Как редкий вид с узкой экологической приуроченностью и невыясненной биологией *D. yatabeana* повсеместно нуждается в охране, но охраняется он только в Хинганском заповеднике. На РДВ — северная граница ареала рода, виды которого распространены преимущественно в Юго-Восточной Азии и Австралии. Число хромосом у *D. yatabeana* исследовано нами впервые. Род еще слабо изучен в кариологическом отношении и даже основное число хромосом (x) для рода остается неясным: в литературе для видов р. *Dysophylla* Blume ex El-Gazzar et Watson (и близкого к нему рода *Pogostemon*, который в нашей флоре отсутствует) приводятся числа хромосом 2n = 24, 26, 32, 34, 40, 42, 60, 64, 72 (Хромосомные..., 1969; Index..., 1981, 1984, 1985, 1988, 1990, 1994, 1996, 2003).

Elsholtzia ciliata (Thunb.) Hyl., **2n = 16.** АО, Архаринский р-н, Хинганский заповедник, Кундурское лесничество, вдоль тропы у р. Мутной, X 1999 г., № 8106, В. Капустина.

Преимущественно центральноазиатско-южносибирско-дальневосточный отмельный и сорно-рудеральный вид, заносный в целом ряде регионов и стран. Антропофит, активно расширяющий свой ареал. Был нами исследован на РДВ в Приморском крае: в бассейне р. Раздольной и на о-ве Русский близ г. Владивостока (Пробатова, Соколовская, 1990 и новые данные), а за пределами РДВ он также исследован в Сибири (всюду 2n = 16); тем не менее в литературе для вида указывают (также под синонимичными названиями — *E. patrinii* (Lepech.) Garcke, *E. cristata* Willd.) числа хромосом 2n = 16, 18, 32, также из Китая и Японии (Index..., 1985, 1988, 1991, 1994, 1996, 1998). Однако для рода *Elsholtzia* Willd. (еще довольно слабо исследованного в кариологическом отношении) наиболее характерно 2n = 16. В бассейне Амура (по крайней мере, в его российской части) число хромосом у *E. ciliata* определено впервые.

Lycopus hirtellus* Kom., **2n = 22. ПК, заповедник «Ханкайский», участок «Сосновый», п-ов Пржевальского, на песчаной косе, сырые участки, 26 V 2002, № 8796, В. Баркалов.

Эндем бассейна оз. Ханка, лугово-болотный вид; вероятно, из родства *L. europaeus* L. Число хромосом у *L. hirtellus* исследовано впервые. В роде *Lycopus* L. число хромосом 2n = 22 константно (лишь однажды для *L. europaeus* было указание 2n = 22, 24 — Index..., 1998).

Phlomoides alpina (Pall.) Adyl., R. Kam. et Machmedov (*Phlomis alpina* Pall., *P. koraiensis* auct.), **2n = 24.** ХК, Ботчинский заповедник, верховье р. Мульпа (приток р. Ботчи), долина ключа Солонцового, ельник, 10 VIII 1999, № 8188, М. Крюкова.

Преимущественно южносибирско-центральноазиатский высокогорный вид, который встречается и в горах восточной части Хабаровского края. Редкий вид. Все более ранние определения хромосом у *P. alpina* (*Phlomis alpina*) относятся к 1938—1971 гг.: 2n = 12, 22, 24 (см.: Агапова и др., 1990), и почти все они без указания происхождения исследованных образцов, лишь 2n = 24 было определено с Алтая. На РДВ вид исследован впервые.

Schizonepeta multifida (L.) Briq., **2n = 12.** АО, Архаринский р-н, 50 км к юго-востоку от пос. Архара, в 10 км от ж.-д. ст. Урил, разреженный остепненный дубняк на

южном склоне, близ границы Хинганского заповедника, 17 IX 2004, № 9450, Н. Пробатова, С. Кудрин.

Южносибирско-амурский скально-степной вид. Описан из Восточной Сибири. Заходит на РДВ в южной — континентальной части региона, по Амуру (преимущественно на Верхнем и Среднем Амуре) и на юге Приморского края. Число хромосом у *S. multifida* не раз исследовали в Сибири: 2n = 12 (Агапова и др., 1990; Index..., 1988, 1998), однако в Приморском крае (бассейн р. Раздольная, памятник природы сопка Сенькина Шапка) в наших исследованиях было получено 2n = 18 (Пробатова, Соколовская, 1990). В настоящее время мы предполагаем, что последнее число было, возможно, ошибочным, так как и для другого вида этого олиготипного рода (*S. tenuifolia* из Китая) известно 2n = 24 (Index..., 1988). Необходимы новые определения хромосом для *S. multifida* в Приморском крае.

Scutellaria dependens* Maxim., **2n = 16. ПК, западный берез оз. Ханка, заповедник «Ханкайский», участок «Сосновый», залив Казачий, сырой ивняк по берегу канала, 2 VII 2005, № 9810, В. Баркалов.

Амуро-корейский лугово-болотный вид, нередкий в южной материковой части РДВ. Описан с устья р. Уссури. Мы встретили единственное указание на число хромосом у *S. dependens* — 2n = 32 (Scheel, 1931 — цит. по: Хромосомные..., 1969), однако полагаем, что это указание — следствие недоразумения, так как указанная работа (первоисточник), судя по ее названию, посвящена не этому, а другому роду (*Salvia*). Скорее всего, число хромосом у *S. dependens* нами определено впервые.

S. krasevii* Kom. et I. Schischk. ex Juz., **2n = 16. ПК, западное побережье оз. Ханка, в 4 км южнее пос. Турий Рог, урочище «Вторая Речка», в зарослях кустарников, у карьера, X 1997 г., № 7546, В. Баркалов.

Преимущественно китайско-корейский вид влажных лугов из родства *S. galericulata* L., aggr.: это растения с густо волосистыми пластинками листьев, что нехарактерно для *S. galericulata* s. str. Вид был описан в 1951 г. из Приханковья (с. Гайворон). Еще недавно он синонимизировался нами с очень полиморфным голарктическим видом *S. galericulata*. Примечательно, что для *S. galericulata* в обширной литературе сообщаются числа хромосом 2n = 32, реже — 2n = 30, очень редко — 28 (Хромосомные..., 1969; Агапова и др., 1990; Index..., 1981, 1984, 1985, 1988, 1996, 1998, 2000, 2003). *S. krasevii* заходит на РДВ на юго-западе Приморского края. Видовая принадлежность собственно амурских популяций этого комплекса нуждается в уточнении. Мы не исключаем того, что диплоид *S. krasevii* окажется амуро-корейским видом, замещающим *S. galericulata* s. str. на юге материковой части РДВ, а на Камчатке, Сахалине и южных Курильских островах (а также в Японии) их замещает *S. yezoensis* Kudo (с 2n = 16: Пробатова и др., 1989). Отношения *S. krasevii* и *S. galericulata* весьма напоминают ситуацию на РДВ с другой парой видов — амуро-корейским *S. tuminensis* Nakai (2n = 16: Пробатова, Соколовская, 1990) и широко распространенным *S. scordiifolia* Fisch. ex Schrank (2n = 30: Агапова и др., 1990). Последний отличается от *S. tuminensis* слабым опушением и формой листовой пластинки и встречается лишь по Амуру (Пробатова, Кожевников, Баркалов и др., 2006). *S. krasevii* нами исследован в кариологическом отношении впервые.

S. ternejica* Probat., **2n = 16. ПК, Тернейский р-н, окр. пос. Терней, близ дороги, 27 VI 2003, № 9025, И. Нестерова.

Эндем восточного макросклона Сихотэ-Алиня, опушечно-лесной вид. Описан из Тернейского р-на Приморского края (с. Светлая). Исследован в кариологическом отношении впервые. Диплоид (2x). Вид из родства *S. ussuriensis* (Regel) Kudo,

но последний гораздо более широко распространен на РДВ и является тетраплоидом с 2n = 32 (Пробатова и др., 1991).

Limoniaceae

Limonium tetragonum (Thunb.) Bullock (*L. japonicum* (Siebold et Zucc.) O. Kuntze, *Statice japonica* Siebold et Zucc.), **2n = 16.** ПК, Хасанский р-н, залив Петра Великого, Дальневосточный морской биосферный заповедник, о-в Фуругельма, южное побережье, между мысами Бочкова и Кесаря, на скалах, 1997 г., № 8009, Е. Чубарь.

Китайско-корейско-японский прибрежноморской вид. Единственный на РДВ представитель крупного рода *Limonium* Mill., характерного для аридных регионов. Описан из Японии. Был обнаружен на крайнем юге Приморья (Горовой, Чубарь, Волкова, 1999) и до сих пор вид известен в РФ лишь с о-ва Фуругельма, где он был нами исследован. Этот уникальный прибрежноморской ксерогалофильный вид, едва заходящий на самый юг Приморья северным краем своего ареала, занесен в готовящуюся Красную книгу Приморского края. Встречается в расщелинах прибрежных скал, на щебнистых приморских склонах, однако в Японии этот вид обитает на заболоченных участках морских побережий. Мы нашли для вида в литературе единственное указание числа хромосом, из Японии: 2n = 16 (Jinno, 1956, как «*Statice japonica*» — цит. по: Хромосомные..., 1969). В РФ исследован впервые.

Najadaceae

Caulinia tenuissima* (A. Br. ex Magnus) Tzvel. (*Najas tenuissima* A. Br. ex Magnus, *N. yezoensis* Miyabe), **2n = 24. ПК, Тернейский р-н, Сихотэ-Алинский биосферный заповедник, урочище Голубичное, восточная часть оз. Голубичное, на мелководье, 7 IX 2004, № 9672, И. Нестерова.

Евразиатский водный вид, очень спорадично встречающийся на всем своем дизъюнктивном ареале. На РДВ — это редчайшее растение, которое было известно из одного местонахождения — на крайнем юге Приморского края (Хасанский р-н), но ныне вид обнаружен также на севере края (в Сихотэ-Алинском заповеднике). Обитает на дне небольших водоемов близ морского побережья. Число хромосом у вида исследовано впервые. Кроме того, это первые данные по роду *Caulinia* Willd. во флоре РДВ.

Nymphaeaceae

Nuphar japonica DC., **2n = 34.** ХК, р-н им. С. Лазо, среднее течение р. Кия (приток р. Уссури), в 4 км вниз по реке от с. Петровичи, 27 VIII 1995, № 7198, А. Мельникова.

Амуро-японский вид, известный главным образом в Японии и на п-ове Корея. Редчайший вид флоры РФ: достоверно известен на РДВ лишь по местонахождениям на р. Кие (в бассейне Амура), хотя указывается и для Сахалина. Местонахождения *N. japonica* находятся под наблюдением Большехехцирского заповедника. Для вида существовали немногочисленные литературные данные, относящиеся к началу 1960-х годов: 2n = 34, 36 (Хромосомные..., 1969). В РФ исследован впервые.

Onagraceae

Ludwigia prostrata Roxb., **2n = 16.** ПК, западное побережье оз. Ханка, заповедник «Ханкайский», о-в Сосновый, сырой песчаный берег небольшого озерца, 5 IX 1992, № 7248, В. Баркалов.

Амуро-корейский (?) прибрежно-отмельный вид. Для *L. prostrata* в литературе уже дважды указывали это (диплоидное) число хромосом — 2n = 16 (см.: Index..., 1981, 1984). Позднее С. К. Черепанов (1995) предположил, что растения с РДВ следует относить к *L. epilobioides* Maxim., который он считал самостоятельным видом, в то время как А. К. Скворцов (1991) эти виды синонимизировал. Исходя из данных по числам хромосом, мы можем заключить, что это действительно два разных вида, так как для *L. epilobioides* все авторы приводили не диплоидное, а октоплоидное число хромосом 2n = 48, также из Японии и Китая (см.: Index..., 1984, 1985, 1991, 1996), в том числе — в работе, специально посвященной этому роду (Raven, Tai, 1979).Таким образом, растения с РДВ относятся именно к диплоидному виду *L. prostrata*. Мы уже отмечали, что для отмельной флоры бассейна Амура весьма характерны диплоидные виды из разных семейств (Пробатова, Соколовская, 1981; Пробатова и др., 2000). В РФ вид исследован впервые.

Orchidaceae

Neottia papilligera* Schlechter, **2n = 36 (А. С.) ПК, Хасанский р-н, заповедник «Кедровая Падь», южный склон сопки, дубовый лес, 18 VI 1962, № 318, А. Соколовская.

Амуро-японский вид, более известный на юге Приморья. Ранее этот образец был ошибочно отнесен его коллектором к «*N. asiatica*» (см.: Агапова и др., 1993). Более того, для западнопацифического вида *N. asiatica* Ohwi на Сахалине было установлено А. П. Соколовской, как мы выяснили, диплоидное число хромосом 2n = 18 (но не 20). Других данных для *N. papilligera* в литературе нами не найдено. Таким образом, мы приводим здесь первое указание числа хромосом для *N. papilligera*. Тетраплоид (4x). В роде *Neottia* Guett известны числа хромосом 2n = 18, 36, 40, 42, 46 (Хромосомные..., 1969; Index..., 1981, 1984, 1988, 1990, 1991, 1994, 1998).

Pogonia japonica Reichenb. fil., **2n = 20.** ПК, Тернейский р-н, Сихотэ-Алинский биосферный заповедник, урочище Благодатное, сырой луг, 14 VII 2005, № 9929, И. Нестерова.

Амуро-японский лугово-болотный вид. На РДВ он встречается нечасто, в бассейне Амура и в Приморье. *P. japonica* был исследован на РДВ всего однажды — в бассейне Амура, Большехехцирский заповедник (2n = 20 — Рудыка, 1995). Это единственный представитель преимущественно южноазиатско-американского рода *Pogonia* Juss. в РФ. Из Японии для этого вида также приводили 2n = 20, хотя в роде наблюдаются разнообразные числа хромосом (см.: Хромосомные..., 1969; Index..., 2000). В Приморском крае вид исследован впервые.

Poaceae

Echinochloa occidentalis (Wiegand) Rydb. (*E. crusgalli* subsp. *spiralis* (Vasing.) Tzvel.), ***2n = 36.** ХК, Большехехцирский заповедник, окрестности кордона «Чирки», правый берег р. Уссури, на сырых участках, 1 IX 1993, № 7120, Н. Пробатова;

ПК, Тернейский р-н, Сихотэ-Алинский биосферный заповедник, урочище Благодатное, берез оз. Благодатное, 2000 г., № 9018, И. Нестерова.

Почти космополитный отмельно-болотный вид, очень полиморфный. Отсутствует в северных районах РДВ. *E. occidentalis* был нами исследован ранее в бассейне оз. Ханка, устье р. Илистой (Лефу), однако там было выявлено число хромосом 2n = 54 (см.: Агапова и др., 1993). В дальнейшем в Приханковье, а также на островах залива Петра Великого и на Курилах (о-в Кунашир) у *E. occidentalis* было определено 2n = 36 (наши данные). Других сведений для вида в литературе нами не было обнаружено. Тетраплоидная раса для *E. occidentalis* (2n = 36) приводится впервые.

Hemarthria sibirica (Gand.) Ohwi, **2n = 18.** АО, Архаринский р-н, Гануканский заказник, 5 км на северо-восток от с. Новопокровка, луг у оз. Глубокое, 4 IX 2001, № 8722 (8731), С. Кудрин.

Амуро-японский пойменно-луговой и отмельный вид. Относительно редок на РДВ, где он встречается по Амуру и на юго-западе Приморского края. Число хромосом у вида в РФ исследовано впервые. В литературе мы нашли (также под названиями «*H. japonica*», «*Rottboellia japonica*») несколько указаний 2n = 18 (Хромосомные..., 1969). В преимущественно тропическом и субтропическом роде *Hemarthria* R. Br. известны числа хромосом 2n = 18, 18 + 2B, 20, 36, 54 (Хромосомные..., 1969; Index..., 1984, 1985, 1991, 1998).

Hierochloë helenae* Probat., **2n = 28. ПК, залив Петра Великого, Дальневосточный морской биосферный заповедник, о-в Большой Пелис, южная часть, окрестности бухты Молчанского, сырой вейниковый луг с лабазником дланевидным и звездчаткой лучистой, 5 VI 1995, № 7199, Е. Чубарь. Вид публикуется во «Флоре российского Дальнего Востока. Дополнения и изменения...» (Пробатова, Кожевников, Баркалов и др., 2006).

Эндем (?) южного побережья Приморского края, прибрежноморской (влажнолуговой?) вид. Пока известен лишь с островов залива Петра Великого (Большой Пелис и Стенина), которые относятся к Дальневосточному морскому биосферному заповеднику. Нами исследована типовая коллекция вида. Габитуально растения уклоняются к преимущественно сахалино-курильско-японскому виду *H. sachalinensis* (Printz) Worosch., заходящему также в низовья Амура. В Приморском крае *H. sachalinensis* достоверно известен только из Тернейского и Дальнегорского районов, и к тому же тетраплоидное число хромосом 2n = 28 не свойственно *H. sachalinensis*, где до сих пор неизменно выявлялось гексаплоидное число 2n = 42 (Пробатова, Соколовская, Рудыка, 1996). От другого близкого вида — *H. glabra* Trin., широко распространенного в Приморье (и на островах залива Петра Великого), наш вид отличается раскидистыми метелками с очень крупными колосками, крупными колосковыми чешуями и желтоватыми (а не буроватыми) цветковыми чешуями. Сырые же условия обитания вообще не характерны для зубровок родства *H.* aggr. *glabra* Trin. Вид назван именем его коллектора, ботаника Дальневосточного морского биосферного заповедника Елены Алексеевны Чубарь.

Koeleria tokiensis Domin, **2n = 14.** ПК, Тернейский р-н, Сихотэ-Алинский биосферный заповедник, урочище Голубичное, берег моря, 15 IX 2002, № 8924, И. Нестерова.

Циркумяпономорский (?) (т. е. ареал расположен вокруг Японского моря) прибрежноморской (скально-отмельный) вид; распространен вдоль побережий Приморского края, п-ова Корея, а также нам известны образцы вида из Японии (VLA), откуда он был описан, хотя ныне признается не всеми японскими авторами. В Си-

хотэ-Алинском заповеднике — недалеко от северной границы его ареала — он уже был исследован, как и в Дальневосточном морском заповеднике, и в ряде пунктов вдоль побережья и на островах Приморья (2n = 14 — см.: Агапова и др., 1993, в том числе под синонимичным названием «*K. ascoldensis* Roshev.»). В РФ вид встречается только на РДВ. Вне нашего региона данных по хромосомам для него нет.

Poa vorobievii Probat., **2n = 28** (А. С.). ПК, залив Петра Великого, о-в Фальшивый [Дальневосточный морской биосферный заповедник], на сухом склоне, 16 VI 1962, № 302, А. Соколовская.

Условный эндем побережья южной части Приморского края, прибрежноморской (преимущественно скальный) вид. Как ныне установлено, это было первое определение хромосом у *P. vorobievii*, но сам этот вид был описан на 20 лет позднее (в 1983 г.), с о-ва Рейнеке в заливе Петра Великого. Несколько наших определений хромосом (и, в частности, в Дальневосточном морском заповеднике) пока выявили у *P. vorobievii* только 2n = 28 (Агапова и др., 1993; Рудыка, 1995; Пробатова и др., 1998), однако у видов секции *Stenopoa* (куда он относится) можно ожидать 2—3 (или более) цитотипов.

Schizachne callosa (Turcz. ex Griseb.) Ohwo, **2n = 20.** ХК, Большехехцирский заповедник, экологический профиль, близ вершины «высоты 943 м», лес, 2 IX 1993, № 7136, В. Селедец.

Восточноевропейско-южносибирско-дальневосточный лесной вид. Этот вид на Амуре встречается очень спорадично. Число хромосом (2n = 20) до сих пор определяли у *S. callosa* в Приморском крае, в том числе в Сихотэ-Алинском заповеднике (см. Агапова и др., 1993). В литературе (Хромосомные..., 1969; Index..., 1984) содержится очень мало сведений об этом виде, и мы не исключаем, что часть из них относится к *S. purpurascens* (Torr.) Swall. (или наоборот). В бассейне Амура *S. callosa* исследован впервые.

Torreyochloa natans (Kom.) Church, **2n = 14.** ПК, Тернейский р-н, Сихотэ-Алинский биосферный заповедник, урочище Шандуй, оз. Третье, северная часть озера, среди *Calla palustris* и *Menyanthes trifoliata*, 31 VIII 2001, № 8967, И. Нестерова.

Преимущественно западнопацифический водно-прибрежный вид, относительно редкий во всех субрегионах РДВ (тяготеет к районам с морским влиянием). В РФ он встречается только на РДВ. Для *T. natans* существовало несколько наших определений хромосом: с Сахалина, Южных Курил, Камчатки и из бассейна р. Амгунь (2n = 14), это же число хромосом было известно для вида из Японии (Хромосомные..., 1969; Агапова и др., 1993 и новые данные). В Приморском крае вид исследован впервые.

Potamogetonaceae

Potamogeton malaianus Miq., **2n = 52.** ПК, западное побережье оз. Ханка, заповедник «Ханкайский», участок «Сосновый», о-в Сосновый, в мелководном заливе, 27 VII 2002, № 8898, В. Баркалов.

Центральноазиатско-южно-восточноазиатский водный вид. На РДВ вид распространен преимущественно в бассейне оз. Ханка. Число хромосом исследовано в РФ впервые. Мы обнаружили в литературе лишь немногие определения хромосом для вида, которые относятся к 1940—1950-м годам: 2n = 52 (Хромосомные..., 1969).

Lysimachia davurica Ledeb., **2n = 42.** АО, Архаринский р-н, Хинганский заповедник, Антоновское лесничество, вейниковый луг, 20 X 2003, № 9712, С. Кудрин.

Преимущественно амуро-японский опушечно-луговой вид, наиболее обычный вид вербейника на РДВ. В пределах *L. davurica* постоянно наблюдаются 2 числа хромосом (два уровня плоидности) — 2n = 28 и 42 (4x и 6x). Кариологические расы *L. davurica* как будто не показывают четкой географической приуроченности: обе выявляются на морских побережьях и на островах залива Петра Великого в Приморском крае (Пробатова и др., 1998 и новые данные), а 2n = 42 известно в Приморье также из бассейна р. Раздольная (Суйфун) и в Амурской обл., Варваровка (Агапова и др., 1993; Пробатова и др., 2005), но из Японии и Кореи известно только 2n = 42 (Index..., 1984, 1991, 1994 — в том числе как «*L. vulgaris* var. *davurica*»). Представляет интерес дальнейшее изучение распределения хромосомных рас в ареале *L. davurica*.

Primula jesoana Miq., **2n = 24.** ПК, Тернейский р-н, Сихотэ-Алинский биосферный заповедник, урочище Поднебесный, окрестности ключа Поднебесный, долинный кедровник с пихтой, елью и лиственными породами, 22 V 2003, № 9028, И. Нестерова, Г. Аверкова.

Корейско-японский горнолесной вид, с далеко оторванными от основного ареала популяциями — в Тернейском р-не Приморского края (другие примеры такой дизъюнкции в Сихотэ-Алинском заповеднике — *Rhododendron fauriei* Franch., *Scirpus lineolatus* Franch. et Savat.). В РФ *P. jesoana* исследован впервые. Вид считается полиморфным (также и в кариологическом отношении). В более старых работах для *P. jesoana* указывали числа хромосом 2n = 23, 24, 26, но в последнее время — только 2n = 24, 24 + 0 – 1B, из Кореи и Японии (Хромосомные..., 1969; Index..., 1991; Chromosome index..., 2004). Подобная ситуация (2n = 22, 24, 26) была известна и для близкого вида — *P. patens* (Turcz.) E. Busch. (*P. sieboldii* auct.) в Приморском крае, однако в последнее время выявляется только 2n = 24 (см.: Агапова и др., 1993; Пробатова и др., 1998; Пробатова, Соколовская и др., 2000).

Ranunculaceae

Pulsatilla archarensis* Kudrin, **2n = 16. АО, Архаринский р-н, в 11 км к югу от ж.-д. станции Архара, сухой луг на песчаной почве у р. Архары, 1998 г., № 7812, С. Кудрин.

Исследована типовая популяция недавно описанного вида, близкого к *P. turczaninovii* Kryl. et Serg.

Ranunculus turczaninovii* (Luferov) Worosch. (*R. pedatifidus* subsp. *turczaninovii* A. Luferov), **2n = 28 (A. C.) ХК, Большехехцирский заповедник, восточная часть, окр. с. Казакевичево, на выгонах, 7 V 1985, № 6550, А. Мельникова.

Преимущественно восточносибирский (?) луговой вид, который пока известен с РДВ только в Большехехцирском заповеднике (Пробатова, Кожевников, Баркалов и др., 2006). Ранее (Пробатова, Соколовская, 1988) этот образец был нами отнесен к «*R. rigescens* Turcz. ex Ovcz.».

Rhamnaceae

Rhamnus ussuriensis* Ja. Vassil., **2n = 24. АО, Архаринский р-н, в 50 км на юго-восток от ж.-д. ст. Архара, Хинганский заповедник, Хинганское лесничество, урема р. Гарманчукан, 5 IX 2003, № 9837, С. Кудрин.

Амуро-корейский долиннолесной и прибрежный вид. Описан из бассейна Амура (р. Уссури). На РДВ он встречается на Верхнем и Среднем Амуре, но больше — на юго-западе Приморского края. Число хромосом у вида исследовано впервые. Ранее нами был исследован более обычный на РДВ вид *R. davurica* Pall.: 2n = 24 (Пробатова и др., 1998).

Rosaceae

Malus baccata (L.) Borkh. (*M. pallasiana* Juz.), **2n = 34.** ХК, Большехехцирский заповедник, берег р. Уссури в районе кордона «Чирки», 1 IX 1993, № 7129, Н. Пробатова.

Преимущественно центральноазиатско-восточносибирско-амурский долинно-лесной вид. Число хромосом у него на РДВ исследовано впервые и оно совпадает с многочисленными литературными данными, преимущественно — из Китая (2n = 34: Хромосомные..., 1969; Index..., 1981, 1988, 1990, 1994, 1996, 1998, 2000).

Potentilla rugulosa* Kitag., **2n = 14. ПК, Тернейский р-н, Сихотэ-Алинский заповедник, урочище Хунтами, верхняя часть каменистого склона приморской сопки, 21 VI 2001, № 8847, В. Якубов.

Приморско-корейский скальный вид, из группы родства *P. fragarioides* L. aggr. Заходит в пределы РФ только в Приморском крае, где он встречается преимущественно вдоль морского побережья. Кальцефит. Число хромосом у вида определено впервые. *P. rugulosa* исследован близ северной границы его ареала. Родственные ему виды: западнопацифический прибрежноморской (супралиторальный) *P. stolonifera* Lehm. ex Ledeb. и сибирско-дальневосточный *P. fragarioides* L., нередко выходящий на морские побережья в южной части РДВ, — также диплоиды, 2n = 14 (см.: Агапова и др., 1993). Мы полагаем, что это достаточно древняя группа видов лапчатки, которая сформировалась на побережьях Северной Пацифики, и тогда приокеаническую часть довольно обширного ареала *P. fragarioides* следует считать более древней, в сравнении с континентальной (и тем более с сибирской). На морских побережьях Приморского края, Сахалина и Курильских островов *P. fragarioides* s. str. отличается выраженным полиморфизмом, встречаются приморские экотипы.

Saxifragaceae

Chrysosplenium flagelliferum Fr. Schmidt, **2n = 24.** ПК, Тернейский р-н, Сихотэ-Алинский биосферный заповедник, урочище Поднебесный, окрестности ключа Поднебесный, долинный кедровник с пихтой, елью и лиственными породами, 22 V 2003, № 9030, И. Нестерова, Г. Аверкова.

Амуро-японский лесной вид. Ранее он был нами исследован в Приморском крае (Кравцовские водопады), а также имеются немногочисленные данные из Японии, во всех случаях — 2n = 24 (Хромосомные..., 1969; Агапова и др., 1993; Index..., 1991, 1998 и наши данные).

Scrophulariaceae

Linaria melampyroides* Kuprian., **2n = 12. ПК, западное побережье оз. Ханка, в 4 км южнее пос. Турий Рог, урочище «Вторая Речка», песчаные холмы, X 1997 г., № 7543, В. Баркалов.

Преимущественно амурский прибрежно-отмельный вид. Число хромосом у *L. melampyroides* исследовано впервые. Это диплоидное число хромосом свойственно подавляющему большинству видов рода (и всем исследованным видам флоры РДВ).

Solanaceae

Solanum megacarpum Koidz., **2n = 24.** ПК, залив Петра Великого, Дальневосточный морской биосферный заповедник, о-в Фуругельма, восточное побережье, мыс Кесаря, склон морской террасы в районе полосы птичьего базара, 15 IX 2000, № 8737, Е. Чубарь.

Преимущественно сахалино-южнокурильско-японский (циркумяпономорский?) опушечно-луговой вид. Заходит в Приморский край только на о-ве Фуругельма, где он и был нами исследован. Число хромосом у вида (2n = 24) до сих пор было известно по единственному указанию и без происхождения исследованного образца, выращенного в коллекции ВИЛР (см. Агапова и др., 1993). Диплоид (2x), как и другой вид, более широко распространенный в южной (континентальной) части РДВ — *S. kitagawae* Schönbeck—Temesy (2n = 24 — Пробатова, Соколовская, 1990).

Trapaceae

Trapa pseudincisa Nakai, **2n = 48.** ПК, западное побережье оз. Ханка, заповедник «Ханкайский», участок «Сосновый», коса Арсеньева, в заводи оз. Ханка, 20VI 2004, № 9272, В. Баркалов.

Амуро-корейский водный вид. Один из наиболее обычных видов водяного ореха на РДВ и очень полиморфный. Мы нашли единственный источник, где сообщалось о хромосомах *T. pseudoncisa*: 2n = 44 и 76, из Китая (Huang T. et al., 1996 — как «*T. pseudoncisa*», цит.: по: Index..., 2000), что заставляет предполагать два уровня плоидности (2x, 4x) у этого вида. В РФ исследован впервые.

Vacciniaceae

Oxycoccus microcarpus Turcz. ex Rupr., **2n = 24.** Еврейская автономная область, заповедник «Бастак», сфагновое болото, 2004 г., № 9619, Е. Булах.

Почти голарктический болотный вид. Ранее *O. microcarpus* на РДВ исследовали на Сахалине и Чукотке, а вне РДВ — в Якутии (см. Агапова и др., 1990): 2n = 24, это число хромосом приводили для *O. microcarpus* и ряд других авторов (Хромосомные..., 1969; Index..., 1984, 1985, 1994, 1998). В бассейне Амура вид исследован впервые.

Гербарные образцы изученных растений хранятся в Гербарии (VLA) БПИ ДВО РАН, г. Владивосток.

Благодарности

Авторы благодарят Е. М. Булах, М. В. Крюкову, А. Б. Мельникову, С. А. Шаталову, В. В. Якубова за содействие в наших исследованиях

Работа выполнялась при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 98-04-49455, 01-04-49430, 04-04-49750).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Агапова Н. Д., Архарова К. Б., Вахтина Л. И. и др. Числа хромосом цветковых растений флоры СССР: семейства *Aceraceae — Menyanthaceae*. Л., 1990. 509 с.

Агапова Н. Д., Архарова К. Б., Вахтина Л. И. и др. Числа хромосом цветковых растений флоры СССР: семейства *Moraceae — Zygophyllaceae*. СПб., 1993. 430 с.

Горовой П. Г., Чубарь Е. А., Волкова С. А. Новый для флоры российского Дальнего Востока род *Limonium* (*Limoniaceae*) и новый для флоры России вид *L. tetragonum* // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 7. С. 144—147.

Гурзенков Н. Н. Хромосомные числа некоторых растений Дальнего Востока // Биологические исследования на Горнотаежной станции. Вып. 2. Уссурийск, 1995. С. 129—139.

Жукова П. Г., Петровский В. В. Числа хромосом и таксономия некоторых видов растений из районов Северной Азии // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 12. С. 1617—1624.

Кожевников А. Е. Сем. *Campanulaceae* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока / Под ред. С. С. Харкевича. СПб., 1996. Т. 8. С. 269—301.

Коробков А. А., Коцеруба В. В. Кариология видов рода *Artemisia* L. Байкальской Сибири // Ботанические исследования в Азиатской России. Т. 1. Матер. XI съезда РБО. Барнаул, 2003. С. 303—305.

Пробатова Н. С., Кожевников А. Е., Баркалов В. Ю. и др. Флора российского Дальнего Востока. Дополнения и изменения к изданию «Сосудистые растения советского Дальнего Востока», т. 1—8 (1985—1996). Отв. ред. А. Е. Кожевников и Н. С. Пробатова. Владивосток, 2006. 456 с.

Пробатова Н. С., Рудыка Э. Г., Кожевников А. Е., Кожевникова З. В. Числа хромосом представителей флоры Приморского края // Бот. журн. 2004. Т. 89. № 7. С. 1209—1217.

Пробатова Н. С., Рудыка Э. Г., Соколовская А. П. Числа хромосом сосудистых растений с островов залива Петра Великого и полуострова Муравьева-Амурского (Приморский край) // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 5. С. 125—130.

Пробатова Н. С., Рудыка Э. Г., Шаталова С. А. Кариологическое изучение сосудистой флоры бассейна Амура (в пределах Дальнего Востока России) // Проблемы изучения растительного покрова Сибири. Тез. докл. II Российской научн. конф., посвящ. 150-летию П. Н. Крылова. Томск, 2000. С. 115—116.

Пробатова Н. С., Соколовская А. П. Хромосомные числа некоторых видов водной и прибрежной флоры Приамурья в связи с особенностями ее формирования // Бот. журн. 1981. Т. 66. № 11. С. 1584—1594.

Пробатова Н. С., Соколовская А. П. Числа хромосом сосудистых растений из Приморского края, Приамурья, Северной Корякии, Камчатки и Сахалина // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 2. С. 290—293.

Пробатова Н. С., Соколовская А. П. Числа хромосом некоторых представителей семейств *Asclepiadaceae*, *Asteraceae*, *Boraginaceae*, *Chenopodiaceae*, *Lamiaceae*, *Oleaceae*, *Onagraceae*, *Scrophulariaceae*, *Solanaceae*, *Urticaceae* с Дальнего Востока СССР // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 11. С. 1619—1622.

Пробатова Н. С., Соколовская А. П. Числа хромосом некоторых видов сосудистых растений Российского Дальнего Востока // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 3. С. 85—88.

Пробатова Н. С., Соколовская А. П., Рудыка Э. Г. Числа хромосом некоторых видов сосудистых растений о-ва Кунашир, Курильские острова // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 11. С. 1675—1678.

Пробатова Н. С., Соколовская А. П., Рудыка Э. Г. Числа хромосом некоторых видов сосудистых растений Дальнего Востока и других регионов СССР // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 8. С. 1174—1178.

Пробатова Н. С., Соколовская А. П., Рудыка Э. Г. Числа хромосом видов рода *Hierochloë* (*Poaceae*) на Дальнем Востоке России // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 4. С. 119—121.

Пробатова Н. С., Соколовская А. П., Рудыка Э. Г., Шаталова С. А. Числа хромосом видов растений из бассейна реки Раздольная (Суйфун) в Приморском крае // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 12. С. 102—107.

Пробатова Н. С., Шатохина А. В., Рудыка Э. Г. Числа хромосом некоторых двудольных флоры Амурской области // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 5. С. 779—792.

Рудыка Э. Г. Числа хромосом некоторых видов сосудистых растений юга российского Дальнего Востока // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 2. С. 87—90.

Скворцов А. К. 1991. Сем. *Onagraceae* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока / Под ред. С. С. Харкевича. Л., 1991. Т. 5. С. 187—204.

Стародубцев В. Н. Числа хромосом видов семейства *Aceraceae*, *Brassicaceae*, *Cyperaceae*, *Euphorbiaceae*, *Papaveraceae*, *Ranunculaceae* с Дальнего Востока СССР // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 11. С. 1674—1675.

Хромосомные числа цветковых растений / Под ред. Ан. А. Федорова. Л., 1969. 926 с.

Цвелёв Н. Н. Сем. *Hydrocharitaceae* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока / Под ред. С. С. Харкевича. Л., 1987. Т. 2. С. 309—314.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.

Шаталова С. А. Числа хромосом сосудистых растений Приморского края // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 1. С. 152—156.

Chromosome Index to Korean Native Plants-2004. Korea Plant Chromosome Research Center, Chungnam National University, Korea. 2004. 172 p.

Index to plant chromosome numbers for 1966 / Ed. by R. Ornduff // Regnum Veg. (Utrecht, Netherlands). 1968. Vol. 55. 126 p.

Index to plant chromosome numbers 1975—1978 / Ed. by P. Goldblatt // Monogr. Syst. Bot., Missouri Botanical Garden, USA. 1981. Vol. 5. 553 p.

Index to plant chromosome numbers 1979—1981 / Ed. by P. Goldblatt // Monogr. Syst. Bot., Missouri Botanical Garden, USA. 1984. Vol. 8. 427 p.

Index to plant chromosome numbers 1982—1983 / Ed. by P. Goldblatt // Monogr. Syst. Bot., Missouri Botanical Garden, USA. 1985. Vol. 13. 224 p.

Index to plant chromosome numbers 1984—1985 / Ed. by P. Goldblatt // Monogr. Syst. Bot., Missouri Botanical Garden, USA. 1988. Vol. 23. 264 p.

Index to plant chromosome numbers 1986—1987 / Ed. by P. Goldblatt and D. E. Johnson // Monogr. Syst. Bot., Missouri Botanical Garden, USA. 1990. Vol. 30. 243 p.

Index to plant chromosome numbers 1988—1989 / Ed. by P. Goldblatt and D. E. Johnson // Monogr. Syst. Bot., Missouri Botanical Garden, USA. 1991. Vol. 40. 238 p.

Index to plant chromosome numbers 1990—1991 / Ed. by P. Goldblatt and D. E. Johnson // Monogr. Syst. Bot., Missouri Botanical Garden, USA. 1994. Vol. 51. 267 p.

Index to plant chromosome numbers 1992—1993 / Ed. by P. Goldblatt and D. E. Johnson // Monogr. Syst. Bot., Missouri Botanical Garden, USA. 1996. Vol. 58. 276 p.

Index to plant chromosome numbers 1994—1995 / Ed. by P. Goldblatt and D. E. Johnson // Monogr. Syst. Bot., Missouri Botanical Garden, USA. 1998. Vol. 69. 208 p.

Index to plant chromosome numbers 1996—1997 / Ed. by P. Goldblatt and D. E. Johnson // Monogr. Syst. Bot., Missouri Botanical Garden, USA. 2000. Vol. 81. 188 p.

Index to plant chromosome numbers 1998—2000 / Ed. by P. Goldblatt and D. E. Johnson // Monogr. Syst. Bot., Missouri Botanical Garden, USA. 2003. Vol. 94. 297 p.

Májovský J., Murín A., Feráková V. et al. Karyotaxonomicky prehl'ad flory Slovenska. Bratislava: Veda, 1987. 436 p.

Raven P. H., Tai W. L. Observations of chromosomes in *Ludwigia* (*Onagraceae*) // Ann. Missouri Bot. Gard. 1979. Vol. 66. P. 862—879.

SUMMARY

Chromosome numbers of 59 species of vascular plants from the nature reserves in the Amur River basin and the Primorsky Territory (southern part of the Russian Far East) are presented, for 18 of them chromosome counts have been made for the first time. Among the species studied, there are some endemics and rare species of the Russian Far East indigenous flora, as well as some invasive species.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 016 : 582.35/98 (089) (47+57)

© М. Г. Батурина,[1] М. Б. Чернобаева,[1] А. К. Сытин[2]

БАЗА ДАННЫХ В ИНТЕРНЕТЕ: «ГЕРБАРНЫЕ КОЛЛЕКЦИИ, КОЛЛЕКТОРЫ И ГЕРБАРНОЕ ДЕЛО В РОССИИ И СОПРЕДЕЛЬНЫХ ГОСУДАРСТВАХ: БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ ОБЗОР»

M. G. BATURINA, M. B. CHERNOBAEVA, A. K. SYTIN.
THE DATABASE IN THE INTERNET: «HERBARIUM COLLECTIONS, COLLECTORS AND HERBARIUM MANAGEMENT IN RUSSIA AND ADJACENT STATES: BIBLIOGRAPHICAL REVIEW»

[1] Библиотека Российской академии наук
199034 С.-Петербург, Биржевой пер., 1
E-mail: bibliotekabin@mail.ru
[2] Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 15.11.2005

Приведены сведения о базе данных «Гербарные коллекции, коллекторы и гербарное дело в России и сопредельных государствах: Библиографический обзор», доступной в Интернете на сайте Библиотеки Российской академии наук http://www.rasl.ru/biblio). В основу работы положена библиография Батуриной, Чернобаевой (1995). Обзор дополнен более чем 800 записями.

Ключевые слова: библиография, гербарии, методы гербаризации, коллекторы гербариев, автентики, типовые образцы, эксикаты, учебные гербарии, Россия и сопредельные государства, база данных, Интернет.

Целью создания библиографии является помощь в координации работ с гербариями, так как «в настоящее время все гербарии страны, какому бы ведомству они не принадлежали, необходимо рассматривать как единую систему ботанической документации» (Скворцов, 1977: 6). С появлением электронной доставки изображения гербарных образцов связь между гербариями стала реальностью. Это вызвало появление множества публикаций о региональных гербариях.

Объем литературы о гербарном деле обширен. Однако из работ, увидевших свет в России и сопредельных государствах, лишь малая часть введена в научный оборот. Основная причина — отсутствие полноценной и удобной для использования соответствующей библиографии. Данный обзор призван восполнить пробелы, касающиеся гербариев сосудистых растений.

Приведенные источники в основном посвящены конкретным коллекциям растений. Практически не использованы флористические работы, хотя в них часто дано полноценное представление о составе коллекций ученых, а отчасти и многих хранилищ.

В библиографии представлены литературные источники по следующим разделам:

— **Гербарные сборы в разных регионах в границах бывшего СССР.** Включены как крупные сводки, так и мелкие работы, в которых содержатся сведения о

коллекциях и коллекторах. Приведены сведения о наиболее авторитетных региональных ботанических библиографиях.

— **Гербарии отдельных учреждений** — для 75 городов и 15 заповедников.

— **Персональные гербарии ученых и коллекторов.** Литература расположена в хронологическом порядке:

а) исторические гербарии (здесь имеются ввиду первые гербарии не введенные в научный оборот);

б) гербарии, собранные до выхода в свет 1-го тома издания «Flora Rossica» К. Ф. Ледебура (1841);

в) гербарии, собранные с 1842 г.

Одна из задач библиографии — представить сбор гербариев в России как составляющую часть культуры, просветительства и учебного процесса. Для этого введен подраздел со сведениями о частных коллекциях большого числа любителей природы XVIII—XX вв. В некоторой степени именно на основе личных собраний возникли в дальнейшем большие и ценные гербарные хранилища на территории России и сопредельных государств. В разделе приведены обращения российских ботаников к любителям и специалистам с просьбой присылать свои гербарии. Даны сведения о некоторых не получивших специального образования ученых, которые стали крупнейшими ботаниками. Всего в разделе даны сведения о 113 ученых и 17 любителях.

— **Автентичные и типовые образцы.** Представлено 114 работ со списками образцов, хранящихся в гербариях России и сопредельных государств. Они расположены в следующих подразделах:

а) образцы, хранящиеся в гербариях учреждений;

б) собранные в отдельных регионах;

в) находящиеся в персональных гербариях и образцы, описанные конкретными авторами.

— **Эксикаты**, собранные на территории России и сопредельных государств (всего выявлено 55 эксикатов). Основой для раздела является статья Кирпичникова (1954). Материал расположен в следующем порядке:

а) эксикаты, собранные на территории России и сопредельных государств;

б) эксикаты сопредельных государств;

в) эксикаты, печатные списки (schedae) которых не обнаружены.

— **Учебные гербарии**, а также сведения о продаже гербариев и информация о подвижных музеях, появившихся в России в начале XX в. Просветительской целью таких музеев была популяризация ботанических знаний среди населения путем распространения наглядных пособий, в том числе выдача в школы или на дом гербариев.

— **Методы и техника гербаризации.** Собрано 197 источников, не считая указаний на переиздания и рецензии. Материал расположен по следующим периодам:

а) до 1841 г.;

б) 1842—1915 гг. (с опубликования в 1841 г. 1-го тома «Flora Rossica» К. Ф. Ледебура);

в) 1916—1933 гг. (с учреждения Русского ботанического общества (1915 г.) и выхода в свет 1-го номера Журнала Русского ботанического общества (1916 г.);

г) 1934—1964 гг. (период издания «Флоры СССР»);

д) с 1965 г.

Многие источники этого раздела проаннотированы в статье Н. А. Прозоровского (1935). В разделе они помечены: (Прозоровский (1935) с порядковым номером по Прозоровскому).

— **Защита от насекомых гербарных коллекций.** Приведено 8 работ.

Библиография в целом и отдельные разделы имеют введения, в которых авторы отмечают принципы отбора литературы, и даются общие сведения о содержании разделов.

Для удобства пользования база данных структурирована с помощью гиперссылок. Возможен полнотекстовой поиск по библиографии. При этом поиск слов можно осуществлять вне зависимости от окончаний. Если поиск производится по нескольким словам, то выводится контекст в случае, когда слова в тексте расположены на определенном расстоянии друг от друга.

Интерфейс взаимодействия с базой данных написан на языках HTML (Язык гипертекстовой разметки) и PHP (Предгипертекстовый процессор). При помощи HTML созданы макеты страниц запросов. Реализация поисковой системы и размещение библиографии на сайте осуществлены сотрудниками Библиотеки Российской академии наук С. В. Ломаным и В. А. Солдатовым.

Представленная сводка на сервере Библиотеки Российской академии наук http://www.rasl.ru/biblio стала стартом сетевого интерактивного ресурса по данной теме. Она предполагает диалог с пользователями. Для этой цели просим посылать свои сведения по адресу: bibliotekabin@mail.ru. Авторы с благодарностью примут помощь, советы, замечания и дополнения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Батурина М. Г., Чернобаева М. Б. Краткий обзор литературы о гербариях и гербарном деле России и стран ближнего зарубежья (по фондам Библиотеки Ботанического института им. В. Л. Комарова Российской академии наук) // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 9. С. 126—158.

Кирпичников М. Э. Библиографическая справка о важнейших стандартных образцах (эксикатах) флоры СССР // Бот. журн. 1954. Т. 39. № 4. С. 616—622.

Прозоровский Н. А. Библиографический указатель ботанических программ и инструкций (1864—1933) // Советская ботаника. 1935. № 3. С. 133—154.

Скворцов А. К. Гербарий: Пособие по методике и технике. М., 1977. 200 с.

SUMMARY

The bibliographical database containing information on herbarium collections, collectors and herbarium management in Russia and adjacent states presented in the Internet is easy to access at the site http://www.rasl.ru/biblio. The directions for users are given. The possibilities of further development of the database are discussed.

УДК 019.941 : 002.01.58 Бот. журнал, 2006 г., т. 91, № 7

© А. Д. Потемкин, О. М. Афонина

Z. IWATSUKI, H. DEGUCHI, T. FURUKI. MOSSES AND LIVERWORTS OF JAPAN. TOKYO, 2001. 355 P. 192 PLATES OF COLOR PHOTOGRAPHS. (*З. ИВАТЗУКИ, Х. ДЕГУЧИ, Т. ФУРУКИ.* МХИ И ПЕЧЕНОЧНИКИ ЯПОНИИ. ТОКИО, 2001. 355 С., 192 ТАБЛИЦЫ ЦВЕТНЫХ ФОТОГРАФИЙ)

A. D. POTEMKIN, O. M. AFONINA.
Z. IWATSUKI, H. DEGUCHI, T. FURUKI. MOSSES AND LIVERWORTS OF JAPAN. TOKYO, 2001. 355 P. 192 PLATES OF COLOR PHOTOGRAPHS

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812) 234-45-12
E-mail: Potemkin_alexey@mail.ru; afonina@OA9086.spb.edu
Поступила 16.02.2006

Рубеж XX и XXI в. в бриологической литературе ознаменовался выходом целого ряда фундаментальных бриофлористических сводок, являющихся также руководствами для определения мхов и печеночников по крупным территориальным выделам планеты: Аннотированный ключ для печеночников и антоцеротовых Европы и Макаронезии (Schumacker, Vana, 2000), Печеночники Британских островов (Paton, 1999), Флора мхов Италии (Pedrottii, 2001), Иллюстрированная флора печеночников и антоцеротовых Скандинавии (Damsholt, 2002), Мхи и печеночники Японии (Iwatsuki et al., 2001), Руководство по мохообразным Тропической Америки (Gradstein et al., 2001) и др.

Среди них особое место занимает книга «Мхи и печеночники Японии», опубликованная в 2001 г. под редакцией известного японского бриолога Z. Iwatsuki. В подготовке этой книги принимал участие также H. Deguchi — им были сделаны обработки по мхам трех сложных семейств: *Sphagnaceae, Pottiaceae* и *Grimmiaceae*; обработки печеночников (*Hepaticopsida*) и антоцеротовых (*Anthocerotopsida*) были выполнены T. Furuki. Бóльшая часть цветных фотографий сделана профессиональным фотографом Mr. M. Izawa, но кроме того были использованы фотографии редких видов, присланные другими бриологами. Книга написана на японском языке, но она необычайно информативна и понятна благодаря прекрасным фотографиям, которые сопровождаются латинскими названиями растений. Эту публикацию очень правильно охарактеризовал в своей рецензии W. B. Schofield (2001), написав, что данная книга является не только крупнейшим вкладом в мировую бриологию, но примером искусства книгоиздательства. Книга включает описания подавляющего большинства мхов и печеночников Японии, из которых бóльшая часть (963 вида из 422 родов) иллюстрирована великолепными фотографиями, а многие и графическими рисунками, показывающими важнейшие диагностические признаки видов и родов. Для 20 неиллюстрированных фотографиями родов приводятся рисунки.

Книга состоит из трех частей: вводной части, атласа фотографий мхов и печеночников Японии, содержащего 192 таблицы (каждая с 5—7 фотографиями), и описательной таксономической части, иллюстрированной 122 таблицами, каждая из которых с графическими рисунками 3—5 родов. Завершают книгу указатели названий мохообразных на английском и японском языках со ссылками на соответствующие страницы и иллюстрации.

Во вводной части после предисловия приводится характеристика таксономического состава флоры мохообразных Японии — 1665 видов из 442 родов и 109 семейств (вся флора Японии включает около 1800 видов, в данном издании исключаются сомнительные и неясные в таксономическом отношении виды), из которых 1030 видов из 305 родов и 61 семейств — мхи, 618 видов из 131 рода 46 семейств — печеночники и 17 видов из 6 родов и 2 семейств — антоцеротовые. Далее следует хорошо иллюстрированная сравнительная характеристика классов мохообразных, описание отличительных черт крупных таксономических групп и характеристика их важнейших морфологических признаков. Авторы принимают консервативную трактовку отдела *Bryophyta* и рассматривают мхи, печеночники и антоцеротовые в ранге классов. Завершает вводный раздел словарь терминов, снабженный ссылками на поясняющие термины иллюстрации во вводной и таксономической частях.

Фотографии мхов, печеночников и антоцеротовых (их около 1140), представленные во втором разделе книги, охватывают бóльшую часть флоры мохообразных Японии — 963 вида из 422 родов. Уровень исполнения удивителен, бóльшая их часть сделана в естественных условиях произрастания мохообразных. Некоторые фотографии отражают детали строения растения, другие дают представление об особенностях местообитания того или иного вида и их роли в сложении растительного покрова. Поражает столь трудно достижимая четкость изображения мохообразных, выявляющая их важнейшие диагностические признаки и легко позволяющая различать большинство видов. Фотографии мхов выполнены в натуральную величину либо при увеличении ×2—10, печеночников — обычно при увеличении ×2—10, редко — ×12—20, что делает фотографии сопоставимыми с полевыми наблюдениями видов под лупой.

Таксономический раздел книги представлен в систематическом порядке с подразделением на важнейшие таксономические категории — подклассы, порядки и семейства. Здесь приведены ключи для определения приблизительно 1800 видов мохообразных. Причем ключи построены так, что включают виды, для которых названия указываются на латинском и японском языках без указания порядкового номера, но большинство видов имеют только японские названия и соответствующие им номера. Для последних после ключа даются латинские названия, основные синонимы, краткие описания. Виды, которые в ключе приводятся только с латинскими названиями, описаний в тексте не имеют. Такое сложное разделение видов значительно затрудняет восприятие материала в данном разделе книги. По-видимому, во всех случаях было бы лучше использовать двуязычные названия видов.

Некоторые описания видов сопровождаются достаточно схематичными, но весьма информативными рисунками, отражающими важнейшие признаки, на которые должен обращать внимание исследователь. Следует отметить, что подписи к рисункам приводятся либо только на японском языке (для видов, которые соответственно имеют описания в тексте), либо они даются на японском языке и родовое название на латинском. В связи с этим отнесение рисунка к тому или иному виду возможно только по номеру рисунка при видовом описании или по указателю в конце книги.

Это издание будет очень полезно и необходимо для наших отечественных бриологов, особенно работающих в южных регионах российского Дальнего Востока, куда проникают многие восточноазиатские виды, описания которых пока еще отсутствуют в отечественных флористических сводках и определителях.

Информация о книге располагается на сайте издателя, компании Heibonsha, http://www.heibonsha.co.jp/.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Cortini Pedrotti C. Flora dei muschi d'Italia. Roma. 2001. 817 p. + XII.

Damsholt K. Illustrated flora of Nordic Liverworts and Hornworts. Nord. Bryol. Soc. Lund, 2002. 840 p.

Grandstein S. R., Churchill S. P., Salazar-Allen N. Guide to Bryophytes of Tropical America // Mem. New York Bot. Gard. Vol. 86. P. 1—577.

Iwatsuki Z., Deguchi H., Furuki T. Mosses and Liverworts of Japan. 355 p. + 192 colour plates 1. Heibonsha, Ltd., Tokyo, 358 p. (in Japanese).

Paton J. A. The liverwort flora of the British Isles. 1999. Essex, Harley Books. 626 p.

Schofield W. B., Iwatsuki Z. (ed.). Mosses and Liverworts of Japan. 352 page + 192 pages of color photographs. Heibonsha Ltd. Pablishing.Tokyo. 2001 // Bryologist. 2001. Vol. 104 (4). P. 644.

Schumacker R., Vana J. Identification keys to the liverworts and hornworts of Europe and Macaronesia (distribution and status). 1st ed. // Documents de la Station scientif. Des Hautes-Fagnes. 2000. N 31. 158 p.

УКАЗАТЕЛЬ НОВЫХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ
INDEX OF NEW PLANTS NAMES

(Ботанический журнал. 2006. Т. 91. № 7)

Стр.

PLANTAE VASCULARES

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 2006. VOL. 91. N 7)

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 2006. Т. 91. № 7)

От редакции

К направляемой в Редакцию статье должен быть приложен заполненный автором Договор о передаче авторского права на публикацию работы в «Ботаническом журнале». Текст Договора размещен на сайте Санкт-Петербургской издательской фирмы «Наука» РАН: www.nauka.nw.ru. Присланные без Договора статьи не рассматриваются.

«Наука»

Индекс
70056

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал. 2006. Т. 91. № 7. 1001—1144.